

DOI: 10.12264/JFSC2021-0317

## 基于线粒体基因组数据的裂腹鱼类系统发育研究

迪丽娜·茹斯坦木<sup>1</sup>, 袁晓倩<sup>1</sup>, 张琪<sup>2</sup>, 韩洁<sup>1,2</sup>

1. 新疆大学生命科学与技术学院, 新疆 乌鲁木齐 830046;

2. 北京师范大学生命科学学院, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875

**摘要:** 关于裂腹鱼类(Schizothoracids)的分类系统一直存在学术争议。本研究利用最大似然法和贝叶斯分析法, 对GenBank数据库中的64种裂腹鱼类的线粒体基因组数据进行分析。建立了13个蛋白质编码基因(PCGs)和13个蛋白质编码基因加2个rRNA基因(13 PCGs & 2 rDNAs)两个联合基因数据集, 分别采用基于核苷酸替代模型的数据多分区和单分区分析策略重建系统发育关系。结果显示, 裂腹鱼类“原始”、“特化”和“高度特化”3个等级各自的聚类明确; “原始”等级的裂腹鱼和鲃亚科(Barbinae)鲃鲤属(*Percocypris*)形成一个单系群, “特化”与“高度特化”等级的裂腹鱼类群形成另一演化支, “高度特化”类群与部分“特化”类群具有最近共同祖先。研究结果不支持裂腹鱼类为一独立亚科, 笔者支持将“特化”和“高度特化”类群合并为Schizopygopsini族, 将“原始”等级的裂腹鱼和鲃鲤属鱼归为Schizothoracini族。分析中, 采用不同的数据集和不同的数据分区分析策略对解决裂腹鱼类的系统发育关系没有显著影响。以地质学证据和线粒体基因演化速率为先验, 利用13 PCGs联合基因数据集, 采用基于核苷酸替代模型的数据单分区分析策略和贝叶斯方法估算主要类群的最近共祖时间(tMRCA), 结果显示裂腹鱼类与鲃鲤属的tMRCA在中新世中期大约13.16 Ma前, 现生的“原始”等级裂腹鱼的tMRCA在上新世距今约4.94 Ma, “特化”和“高度特化”等级裂腹鱼的最近共同祖先则是在9.64 Ma前开始分化, “高度特化”等级裂腹鱼起源于约5.40 Ma。由分布区的地理历史推断, 裂腹鱼类的起源可能与印度与欧亚板块后碰撞期晚期有关, 其各个等级的分化和成种事件与青藏高原的阶段式演化和气候波动密不可分。

**关键词:** 线粒体基因组; 系统发育; 裂腹鱼类; 最近共祖时间

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2022)06-0781-11

裂腹鱼类(Schizothoracids), 李时珍誉其为“嘉鱼”, 通常也被称为雪鲱鱼<sup>[1]</sup>, 分布于我国的种类数占世界种类总数的80%以上<sup>[2]</sup>。裂腹鱼亚科(Schizothoracinae)隶属于硬骨鱼纲(Osteichthyes), 鲤形目(Cypriniformes), 鲤科(Cyprinidae), 分12个属, 共90种(亚种)<sup>[3]</sup>, 但对于该类群是否应该归为一个亚科仍然存在许多争议, 例如, 陈湘舜等<sup>[4]</sup>根据骨骼系统特征认为, 裂腹鱼类与鲃亚科(Barbinae)鱼类十分相似, 不宜作为一个独立的亚科。裂腹鱼类是老第三纪类群中的一员<sup>[5]</sup>, 其分布区域狭窄, 仅分布于中亚山区高地包括喜马拉雅

山和青藏高原的山涧奔流和湖泊中<sup>[6]</sup>, 但分布的海拔范围却很广, 海拔700~5000 m都有分布<sup>[2-3]</sup>。青藏高原独特的自然条件使其成为与周边低洼地区隔离的“生态岛”, 形成了独特的高海拔生物地理群落, 具有很多特有的动植物种类<sup>[7]</sup>。而裂腹鱼类在青藏高原的数量和种类均位居第一, 其演化和物种形成应当与青藏高原隆升的地理历史息息相关<sup>[8]</sup>。有研究认为, 裂腹鱼类是青藏高原土著物种本地演化的代表性例证之一<sup>[7]</sup>。武云飞<sup>[2]</sup>基于形态特征将裂腹鱼类群划分为I、II、III三个类群, Mirza<sup>[9]</sup>则依形态将其分为Schizothoracini、

收稿日期: 2021-07-16; 修订日期: 2021-08-11.

基金项目: 科技部国家科技基础资源调查专项(2019FY101700); 生物多样性与生态工程教育部重点实验室自主课题项目.

作者简介: 迪丽娜·茹斯坦木(1993-), 女, 硕士研究生, 从事水生动物演化等研究. E-mail: delara0105@sina.com

通信作者: 韩洁, 教授, 从事水生动物分子与演化生态学研究. E-mail: jiehan@bnu.edu.cn

Diptychini 和 Schizopygopsini 三个族(tribes), 他们的划分与目前公认的“原始”、“特化”和“高度特化”类群相对应<sup>[10]</sup>。形态学分析认为, 裂腹鱼类是来自同一祖先的自然类群, 演化上应为一个单系群<sup>[2]</sup>。然而基于分子数据的分析结果与形态学的结果并不完全一致, 例如, 何德奎等<sup>[11]</sup>基于线粒体 Cyt *b* 基因序列的研究发现, “特化”等级类群裂腹鱼不是单系群; Yang 等<sup>[12]</sup>依据线粒体 Cyt *b*、16S rRNA、ND4、ND5 和细胞核 RAG1 等基因序列的分析结果显示, 裂腹鱼类并未单独成系, 基于此他们重新定义了裂腹鱼类群, 认为 Schizothoracini 族应当包含“原始”等级的裂腹鱼类群和鲃亚科的鲃鲤属(*Percocypris*), 并将 Diptychini 族并入 Schizopygopsini 族。

DNA 分子含有大量的遗传变异信息, 从中可获得对有机体演化的较为客观的认识。线粒体基因(mtDNA)的生物学特性, 使其单倍型树比核常染色体基因树与物种树的一致性概率更高, 常常用来估计生物类群的演化历史<sup>[13]</sup>。现有的研究基于不同的基因和鱼种, 对裂腹鱼类分化时间的推测结果跨度较大, 如何德奎等<sup>[14]</sup>基于线粒体 Cyt *b* 基因的分析认为, “高度特化”类群的分化时间是在距今 4.94~4.75 Ma 间; 海萨等<sup>[15]</sup>基于 CO I、16S rRNA 和 ND4 基因的研究则认为, “特化”等级类群的分化发生在 8.67 Ma 前, “原始”等级与“特化”等级类群的最近共祖时间(time to the most recent common ancestor, tMRCA)约在 16.93 Ma 前; 而李亚莉<sup>[16]</sup>在基于线粒体基因组数据对鲃系(Barbini)鱼类分化时间进行估计时推测, 裂腹鱼类群起源于距今 51.7~67.5 Ma 间。事实上, 由于不同基因在功能上的差异, 可能使它们在历史的长河中经历了不同强度的自然选择, 导致在分子系统发育的分析中使用不同的基因得到完全不同的基因树; 同时, 在应用线粒体基因组构建系统发育关系时, 不同的分析方法可能会得出不同结论; 此外, 分析中所包含的类群太少或不具代表性, 也会影响最终结果的推断。当今大规模的基因组测序项目的开展和数据的共享, 使更多的鱼类物种纳入线粒体基因组分析<sup>[17]</sup>, 本研究基于对裂腹鱼类单系性以及 3 个等级划分的质疑和已经发表的有关共

祖时间的差异, 收集了 GenBank 数据库中发表的全部裂腹鱼类和鲃鲤属鱼类的线粒体基因组数据, 进行系统发育关系和主要类群 tMRCA 的估计<sup>[18]</sup>, 并结合其分布区域的地理历史, 推测裂腹鱼类群演化的主要驱动因素。

## 1 材料与方法

### 1.1 数据收集

数据来源于 GenBank 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), 截至 2020 年 10 月 12 日, 共包括 11 属 64 种裂腹鱼和 2 种鲃亚科鲃鲤属鱼类的线粒体全基因组序列(图 1), 以其中的 13 个蛋白质编码基因(protein-coding genes, PCGs)的联合序列, 以及 13 个 PCGs 与 16S rRNA 和 12S rRNA 基因的联合序列(13 PCGs & 2 rDNAs)两个数据集进行分析。

### 1.2 系统发育分析

以与裂腹鱼亲缘关系较近的鲤科鱼类三角鲤(*Cyprinus multitaeniata*)和鲤(*Cyprinus carpio*) (GenBank 序列号分别为: NC\_028419.1 和 NC\_018035.1)为外类群, 建立有根系统发育树。使用 MAFFT v.7.464 线下版本基于 L-INS-I 法分别比对 13 PCGs、16S rRNA 和 12S rRNA 基因的核苷酸序列<sup>[19]</sup>, 采用 Gblock 在线版([http://www.phylogeny.fr/one\\_task.cgi?task\\_type=gblocks](http://www.phylogeny.fr/one_task.cgi?task_type=gblocks))对 gap 或者两端的冗余序列进行处理。

数据的核苷酸替代模型采用单分区和多分区两种估计策略, 具体如下:

(1) 单分区策略: 使用 Sequence Matrix v.1.7.8<sup>[20]</sup>进行序列拼接, 构建 13 PCGs 和 13 PCGs & 2 rDNAs 两个数据集, 并使用 AliView<sup>[21]</sup>进行格式转换。在 IQ-TREE v.2.0.6<sup>[22]</sup>中的 ModelFinder 模块采用贪婪算法估计最优核苷酸替代模型, 结果 13 PCGs 和 13 PCGs & 2 rDNAs 联合序列在贝叶斯信息准则(Bayesian Information Criterion, BIC)下的最适核苷酸替代模型均为 GTR+F+I+G4。

(2) 多分区策略: 通过 PartitionFinder v.2.0.0<sup>[23]</sup>基于基因筛选出最优分隔模型划分方案, 先将数据文件转换为 PartitionFinder 所要求的 relaxed-phylip 格式的超级矩阵(supermatrix)。13 PCGs 的

最优分隔模型划分方案共分为 8 个区, 即(ND1)、(ND2) (ND4L、COI、CO II)、(CO III、ATP8)、(ATP6)、(ND3, ND4, ND5)、(Cyt *b*)和(ND6)。13 PCGs & 2 rDNAs 则分为 10 个区, 即上述 13 PCGs 的 8 个分区和(12S rRNA)、(16S rRNA)。

根据单分区和多分区策略得到的最适核苷酸替代模型方案, 使用最大似然法(Maximum Likelihood, ML)和贝叶斯推断法(Bayesian inference, BI)建立系统发育树。ML 分析使用 IQ-TREE 进行, 基于最适模型建树并进行 2000 次自举检验(bootstrap=2000)。BI 树基于 MrBayes v.3.2.6<sup>[24]</sup>构建, 选用普通时间可逆(general time-reversible, GTR)核苷酸替代模型。BI 分析以随机树为起始树, 进行 1000000 代马尔可夫链蒙特卡罗模拟(Markov chain Monte Carlo, MCMC), 1000 代取样一次, 采用 4 条马尔可夫链同时运行, 其中 3 条热链 1 条冷链(nngen=4)。一致性树在 200 代后(Burnin=200)整合, 分支节点的可信度以后验概率(Posterior probability, PP)为参考<sup>[18]</sup>, 结果用 FigTree v.1.4.2<sup>[25]</sup>查看并导出。

### 1.3 tMRCA 的估算

以 13 PCGs 单分区策略所获 BI 树作为分子钟标准树, 使用基于贝叶斯算法软件 BEAST v.2.6.2<sup>[26]</sup>中的 BEAUti 对参数进行预设, 设置 GTR 核苷酸替代模型, 使用不相关对数正态分布的松散分子钟模型(Uncorrelated Lognormal Relaxed Clock model), 选用 Yule 模型设定每个谱系分化成种的速率恒定。推断 tMRCA 最常用且接受度较高的方法无疑是分子测年, 即将化石记录与分子序列相结合来推断物种分化时间, 显然分子序列包含的信息位点的质和量共同决定着推断的准确度及精确度。由于裂腹鱼类群没有现生类群的化石记录, 本研究采用地质学的信息为先验。根据昆仑山垭口的“昆黄运动”地质隔离时间, 即小头高原鱼(*Herzsteinia microcephalus*)与黄河裸裂尻鱼(*Schizopygopsis pylzovi*)的分歧时间(1.1 Ma~0.7 Ma)<sup>[27]</sup>作为校正点来推算, 同时使用 He 等<sup>[28]</sup>的估算结果, 即斑重唇鱼(*Diptychus maculatus*)、新疆裸重唇鱼(*Gymnodiptychus dybowskii*)和厚唇裸重唇鱼(*Gymnodiptychus pachycheilus*)的分歧时间(7.77 Ma), 以及

新疆裸重唇鱼与厚唇裸重唇鱼的分歧时间(3.54 Ma)为先验信息。以硬骨鱼 mtDNA 的演化速率(1.3%/Ma)<sup>[29]</sup>为先验, 化石标定时间的先验分布设为正态分布(normal), MCMC 模拟设置为 300000000 代。生成 XML 格式的输入文件后, 导入 BEAST 运行; 用 Tracer v.1.5<sup>[30]</sup>查看 BEAST 运行结果的 Log 文件, 判断结果达到收敛后, 使用 TreeAnnotator 分析, 设置丢弃最初 10% 的树(Burnin), 后验概率大于 50%, 得到最大可信演化树(Maximum clade credibility tree, MCC), 以 FigTree 输出结果。

## 2 结果与分析

### 2.1 系统发育树重建结果

本研究采用两个数据集, 分别以核苷酸替代模型多分区和单分区策略进行 BI 和 ML 分析, 总体上, ML 树中 bootstrap 检验支持率未达到 100% 的节点比 BI 树中 PP 值未达到 100% 的节点多, 说明与 BI 树相比, ML 树的不确定性要大一些, 不过两种分析方法的结果中, 支持率最高的节点都是一致的。两个数据集, 分别以核苷酸替代模型多、单分区策略进行 BI 和 ML 分析, 获得的系统发育树(BI 树与 ML 树)的拓扑结构基本一致, 并且相同的建树方法(BI 法或 ML 法)得到的系统发育树(BI 树或 ML 树)几乎完全一致, 即数据集和分区策略均未引起对系统发育树拓扑结构的改观。所以本研究在进一步估算裂腹鱼类主要类群的 tMRCA 和探讨其演化历史时采用 13 PCGs 数据集的单分区策略。

系统发育树结果显示, 裂腹鱼类的分子系统为两个并系群, “原始”等级的裂腹鱼和鲈鲤属鱼的亲缘关系更近, 两者互为姐妹类群; 而“特化”和“高度特化”等级的裂腹鱼形成另一演化支, 部分“特化”等级的裂腹鱼位于该演化支基部, 而其他“特化”等级的裂腹鱼与“高度特化”等级的裂腹鱼具有最近共同祖先; “原始”、“特化”和“高度特化”3 个等级各自的聚类明确, “原始”等级和“特化”等级裂腹鱼的属级聚类明确, 而“高度特化”类群的聚类出现了不同属种交错聚类的复杂的情形(图 1)。“高度特化”类群中裸裂尻鱼属(*Schizopygopsis*)与

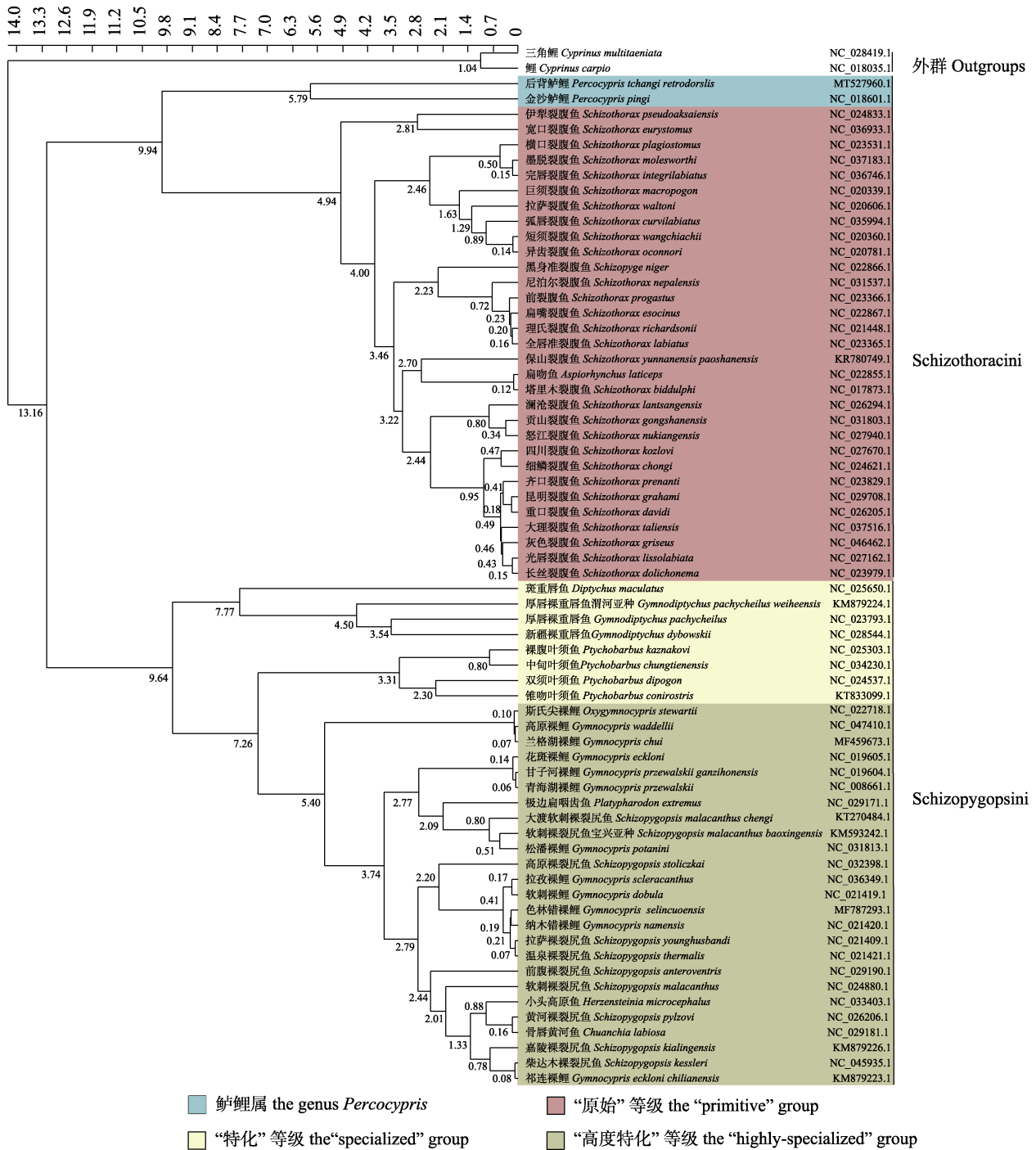


图 1 基于 13 PCGs 的裂腹鱼类的最大可信演化树(maximum clade credibility tree, MCC)  
 Fig. 1 Maximum clade credibility tree (MCC) of Schizothoracid fishes reconstructed using 13 PCGs

裸鲤属(*Gymnocypris*)出现了相互交错, 高原裸裂尻鱼(*Schizopygopsis stoliczkai*)同纳木错裸鲤(*Gymnocypris namensis*)、拉孜裸鲤(*Gymnocypris scleracanthus*)、软刺裸鲤(*Gymnocypris dobula*)、拉孜裸鲤(*Gymnocypris scleracanthus*)、色林错裸鲤(*Gymnocypris selincuoensis*)以及温泉裸裂尻鱼

(*Schizopygopsis thermalis*)和拉萨裸裂尻鱼(*Schizopygopsis younghusbandi*)形成一演化支; 裸裂尻鱼属的柴达木裸裂尻鱼(*Schizopygopsis kialingensis*)与花斑裸鲤(*Gymnocypris eckloni*)的亚种祁连裸鲤(*Gymnocypris eckloni chilianensis*)构成一单系支; 软刺裸裂尻鱼(*Schizopygopsis malacanthus*)

和它的两个亚种软刺裸裂尻鱼宝兴亚种(*Schizopygopsis malacanthus baoxingensis*)、大渡软刺裸裂尻鱼(*Schizopygopsis malacanthus chengi*)分布在不同的演化支中, 其中, 两个亚种与裸鲤属的松潘裸鲤(*Gymnocypris potanini*)聚类。

## 2.2 tMRCA 估算结果

分化时间的估算结果显示, 裂腹鱼类与鲈鲤属的 tMRCA 在中新世中期大约 13.16 Ma (95% HPD: 10.46~16.43)前, “原始”等级的裂腹鱼和鲈鲤属鱼的 tMRCA 在 9.94 Ma (95% HPD: 6.64~13.48)前, 处于晚中新世, “特化”和“高度特化”等级裂腹鱼的最近共同祖先在 9.64 Ma (95% HPD: 8.09~11.67)前开始分化。现生的“原始”等级裂腹鱼的 tMRCA 在上新世距今约 4.94 Ma (95% HPD: 3.22~6.92), “高度特化”等级裂腹鱼起源于约 5.40 Ma (95% HPD: 3.85~7.10), 与鲈鲤属的 tMRCA 接近, 鲈鲤属在距今 5.79 Ma (95% HPD: 2.55~9.20)开始分化(图 1)。

## 3 讨论

### 3.1 裂腹鱼类的系统发育关系

系统发育学研究的主要目的之一, 就是探索物种间的亲缘关系, 回溯物种的演化历程。通过分子系统发育分析, 可加深对许多生物类群的亲缘关系的认识, 促进生物分类系统的修订<sup>[31-33]</sup>。目前越来越多的参数化的核苷酸替代模型为数据提供了更高的拟合优度, 对于多基因的系统发育分析, 选择合适的基因分区策略在许多情况下能够更好地解析数据<sup>[34]</sup>, 但本研究的分析结果显示, 基因分区策略在解决裂腹鱼类的系统演化关系中的作用并不显著。王绪祯等<sup>[35]</sup>在对鲤科鱼类的系统发育关系进行研究时也发现, 基因分区策略的效果不显著。并且, 基因分区策略会增加搜索树的时间, 故估算裂腹鱼主要类群的 tMRCA 和探讨其演化历史时采用单分区策略。

从本研究基于线粒体基因组数据对裂腹鱼类系统发育关系的分析结果来看, 裂腹鱼类和鲈鲤属鱼形成两个演化支, 裂腹鱼类并不是单系类群, 没有完全从鲈亚科鱼类中分离出来, “原始”类群裂腹鱼与鲈亚科鲈鲤属鱼类的亲缘关系要近于与

“特化”和“高度特化”类群裂腹鱼类的亲缘关系(图 1), 所以不支持裂腹鱼类为一个独立的亚科。有学者认为裂腹鱼类有着共同的历史渊源, 形态学上为一个单系群<sup>[36]</sup>, 而本研究结果与 Yang 等<sup>[12]</sup>的分析结果相一致, “原始”等级的裂腹鱼和鲈鲤属鱼形成一个共同的演化支, 可视为 Schizothoracini 族; 而“特化”和“高度特化”等级的裂腹鱼形成另一演化支, 可看做 Schizopygopsini 族。本研究分析的“原始”等级裂腹鱼中, 短须裂腹鱼(*Schizothorax wangchiachii*)与异齿裂腹鱼(*Schizothorax oconnori*)的亲缘关系较近, 与先前的研究结果一致<sup>[37-39]</sup>。扁吻鱼属(*Aspiorhynchus*)仅有一种, 即有着“水中大熊猫”之称的扁吻鱼(*Aspiorhynchus laticeps*), 它们分布于新疆的塔里木河水系。从分析结果来看, 扁吻鱼与同域分布的塔里木裂腹鱼(*Schizothorax biddulphi*)亲缘关系最近, 这与杨天燕等<sup>[40]</sup>基于 CO I 基因分析得到的结果相同。海萨等<sup>[15]</sup>综合 CO I 基因序列和形态学特征分析认为, 扁吻鱼属与裂腹鱼属并未达到属级的差别, 扁吻鱼可能为裂腹鱼属内部特化物种, 本研究的结果也支持这个观点。黑身准裂腹鱼(*Schizopyge niger*)、尼泊尔裂腹鱼(*Schizothorax nepalensis*)、前裂腹鱼(*Schizothorax progastus*)、扁嘴裂腹鱼(*Schizothorax esocinus*)、理氏裂腹鱼(*Schizothorax richardsonii*)和全唇准裂腹鱼(*Schizothorax labiatus*)构成一演化支, 从分布的区域来看, 这 6 种鱼中除尼泊尔裂腹鱼分布于尼泊尔外, 其余 5 种均分布在印度, 呈现出近邻水域的亲缘地理分布模式。“特化”等级裂腹鱼中, 厚唇裸重唇鱼并未先与其亚种厚唇裸重唇鱼渭河亚种(*G. pachycheilus weiheensis*)共祖, 而是与地理分布较远的新疆裸重唇鱼聚类。事实上, 厚唇裸重唇鱼渭河亚种和厚唇裸重唇鱼的形态差异也较大, 张艳萍等<sup>[41]</sup>认为二者已经达到物种的分化水平, 本研究的结果支持将厚唇裸重唇鱼渭河亚种提升为独立的鱼种。在本研究的分析结果中, 叶须鱼属(*Ptychobarbus*)的系统发育地位较为特殊, 作为“特化”等级类群, 它们却先与“高度特化”等级类群共祖, 目前记录有 4 种, 分别为分布于青藏高原东部横断山区的裸腹叶须鱼(*Ptychobarbus kazna-*

kovi)和中甸叶须鱼(*Ptychobarbus chungtienensis*), 分布在雅鲁藏布江的双须叶须鱼(*Ptychobarbus dipogon*)和分布在印度河的锥吻叶须鱼(*Ptychobarbus conirostris*), 可见相邻水系的物种亲缘关系更近。在“高度特化”等级的裂腹鱼中, 软刺裸裂尻鱼宝兴亚种与大渡软刺裸裂尻鱼同为软刺裸裂尻鱼的两个亚种, 但三者不仅没有聚为一单系群, 两个亚种与软刺裸裂尻鱼分布于不同的演化支中, 显示较远的亲缘关系。软刺裸裂尻鱼与前腹裸裂尻鱼(*Schizopygopsis anteroventris*)的亲缘关系更近, 而两个亚种与松潘裸鲤的亲缘关系较近。余春瑾<sup>[42]</sup>依据线粒体 DNA 控制区序列和基因的系统发育分析认为, 大渡软刺裸裂尻鱼和软刺裸裂尻鱼宝兴亚种不适合作为软刺裸裂尻鱼的亚种, 建议将大渡软刺裸裂尻鱼划分为一个独立的鱼种, 并将软刺裸裂尻鱼宝兴亚种作为该种的亚种, 本研究的结果也支持将大渡软刺裸裂尻鱼的分类地位提升到种。松潘裸鲤分布于金沙江和雅砻江上中游的干支流, 软刺裸裂尻鱼宝兴亚种采集地为四川宝兴河上游, 而大渡软刺裸裂尻鱼采集于四川大渡河上游, 从地理位置上来看, 三者相距不远。并且宝兴河是青衣江的主源, 青衣江又汇入大渡河, 由此可见, 软刺裸裂尻鱼宝兴亚种与大渡软刺裸裂尻鱼地理位置更近, 但在系统发育树上软刺裸裂尻鱼宝兴亚种先与松潘裸鲤共祖后, 再与大渡软刺裸裂尻鱼聚类, 且不同方法和数据集得到的结果一致, 不过 bootstrap 支持率与后验概率都不高, 所以单从此结果尚不能确定能否将宝兴裸裂尻鱼作为大渡软刺裸裂尻鱼的亚种。花斑裸鲤拥有花斑裸鲤指名亚种(*Gymnocypris eckloni eckloni*)、斜口裸鲤(*Gymnocypris eckloni scolostomus*)和祁连裸鲤三个亚种, 祁连裸鲤是甘肃河西走廊河西水系的特有种, Zhao 等<sup>[43]</sup>的研究认为它与青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalაკii*)有着较近的亲缘关系。而在本研究的研究结果中, 分布于黄河水系的花斑裸鲤与青海湖裸鲤及其亚种甘子河裸鲤(*Gymnocypris przewalაკii ganzihonensis*)互为姐妹种, 作为花斑裸鲤亚种的祁连裸鲤反而与柴达木裸裂尻鱼具有更近的亲缘关系, 作者的结果与张艳萍等<sup>[41]</sup>基于 Cyt *b* 基因构建的系统发育关系一

致, 均不支持将祁连裸鲤视为花斑裸鲤的亚种。

### 3.2 裂腹鱼类的起源与演化

由于地球板块的运动, 在新特提斯洋(古地中海)闭合后, 约 55 Ma 前, 印度板块撞击到欧亚大陆, 在雅鲁藏布江缝合带(YTSZ), 形成造山拼贴体的最后成员——喜马拉雅山脉, 最终导致了现代青藏高原的形成<sup>[36]</sup>。青藏高原海拔高, 占地面积大, 拥有诸多水系, 是长江、黄河、澜沧江、怒江、雅鲁藏布江和印度河等著名亚洲河流的发源地, 高原周围还发育了嘉陵江、大渡河、雅砻江、塔里木河的上游等重要河流<sup>[44]</sup>。根据 tMRCA 的估算结果, 结合裂腹鱼类目前的地理分布模式, 即“原始”类群普遍分布在海拔较低区域, 而“特化”和“高度特化”类群基本位于海拔较高区域, 作者推测其起源与演化同印/欧亚大陆后碰撞期密切相关, 此时期为陆内运动阶段, 即印度和亚洲大陆碰撞后挤压导致块体发生一系列的相对运动<sup>[45-46]</sup>。大陆碰撞是一个持续的过程, 侯增谦等<sup>[47]</sup>认为, 现在仍处于后碰撞阶段的青藏高原自中新世以来主要经历了两个发育阶段, 后碰撞早期主要是下地壳流动和上地壳缩短, 晚期主要为地壳伸展与裂陷, 形成了一系列横切青藏高原的南北(NS)的断层系统以及围陷的裂谷系和裂陷盆地, 距今 18 Ma 是划分碰撞早期与晚期的重要时间节点。作者估算的裂腹鱼类的 tMRCA 大概是在中新世中期 13.16 Ma 前, 这与高原 NS 正断层系统的形成时间( $\leq 13.5$  Ma 前)十分接近。中新世中期, 随着跨西藏地区进一步的 NS 收缩的抵抗力增加, 整个中部地区发生了一些变形, 喜马拉雅山快速建造并攀升到 5000 km 后, 对高原中部地区形成了越来越大的雨影影响<sup>[48]</sup>。作者推测, 裂腹鱼类的祖先类群在全球气候平稳时期广泛分布于青藏高原及其周边地区, 受高原抬升和环境气候变化的影响<sup>[49]</sup>, 它们开始发生分化。

Schizopygopsini 族鱼类分布在高海拔区域, 其 tMRCA 距今 9.64 Ma, 正处于青藏高原的一个强隆升阶段<sup>[49]</sup>, 由此推测该族鱼类在其分布区快速隆升的过程中开始了进一步的分化。Wang 等<sup>[50]</sup>根据 16S rRNA、CO I 和 Cyt *b* 基因证明, 鲈鲤属可能起源于早中新世与裂腹鱼属的共同祖先, 它们

来自一个单一的古流域, 包括现在的扬子河、湄公河、萨尔温江、珠江, 可能还有红河。本研究的结果支持鲈鲤属起源于与裂腹鱼“原始”类群共同的祖先, 但二者的 tMCRA 在 9.94 Ma 前, 处于晚中新世。Schizothoracini 族和 Schizopygopsini 族的 tMRCA 接近, 可能反映了当时青藏低原高海拔区域和高海拔区域经历着类似的地质气候演变过程。当时随着南极冰盖的扩张, 地球气候由温暖向寒冷转变, 剧烈的气候转变也伴随着全球大气环流的急剧变化<sup>[51-52]</sup>。气候持续变冷、变干事件遍及整个青藏高原, 而且季风系统加强导致青藏高原变冷比全球其他地区更为剧烈<sup>[49]</sup>。在距今 8 Ma~7 Ma 时, 高原发生了整体性的隆升<sup>[45,53]</sup>, 本研究结果中, 此时期“特化”等级的裂腹鱼已明显分化为两支。到了距今 7 Ma~6 Ma 的晚中新世至上新世, 青藏高原气候更加恶化, 冬季风强烈, 夏季风显著衰减<sup>[54]</sup>, 一支“特化”等级的裂腹鱼进一步分化并逐步形成“高度特化”等级的裂腹鱼。随后而来的是青藏高原新生代又一个强隆升期 (5 Ma 以来)<sup>[49]</sup>, 各等级的裂腹鱼都开始向多样化发展。

现生“原始”等级裂腹鱼类的 tMRCA 在 4.94 Ma 前, 晚于“特化”和“高度特化”类群, 可能是由于该类群中有些古老的裂腹鱼因不适应剧烈的环境变迁而发生了灭绝。武云飞等<sup>[55]</sup>在西藏班戈县仑坡拉盆地中部偏东和偏北发现的大头近裂腹鱼 (*Plesioschizothorax macrocephalus*) 化石, 被认为是与裂腹鱼属最为相近的古化石, 确认年代为晚中新世到早上新世, 而作者估算的“原始”类群的 tMRCA 也在这个时期, 如今该区域属于“高度特化”等级裂腹鱼类的分布范畴, 这也提示在高原抬升的过程中某些“原始”等级裂腹鱼种类可能灭绝了。

“高度特化”类群的 tMRCA 在 5.40 Ma 前, 与鲈鲤属的 tMRCA 接近, 当时正处于气候相对温暖的中新世与气候相对寒冷的上新世之间的更替时期。赵敏<sup>[56]</sup>基于西藏自治区阿里札达发现的裸裂尻鱼属 (*Schizopygopsis*) 的化石和昆仑山口发现的裸鲤属的化石, 总结出这两属的分歧时间在距今 6.23 Ma~6.03 Ma 之间。但从作者的分析结果中, 裸鲤属和裸裂尻鱼属都不是单系, 这些鱼在

系统发育树上交错分布, 中间还包含了骨唇黄河鱼 (*Chuanchia labiosa*)、小头高原鱼 (*Herzensteini microcephalus*) 与极边扁咽齿鱼 (*Platypharodon extremus*) 三种其他属的鱼种。

青藏高原最近的一个快速的隆起阶段始于 3.6 Ma 前, 细分成三次运动, 即早期“青藏运动”, 距今 3.6 Ma~1.7 Ma; 中期“昆仑-黄河运动”, 距今 1.1 Ma~0.7 Ma; 晚期“共和运动”, 0.15 Ma 以来, 共和运动使青海湖与共和盆地隔绝<sup>[57]</sup>。作者估算分布于黄河上游的花斑裸鲤与分布于青海的青海湖裸鲤及其亚种甘子河裸鲤的分歧时间为 0.14 Ma, 极有可能是共和运动造成了它们的分化。Rabosky 等<sup>[58]</sup>证明物种形成速度最快的地区是在热带以外的物种贫乏地区, 并且, 高纬度鱼类谱系形成新物种的速度要比热带鱼类快得多, 高物种形成率发生在以低表面温度和特有分布为特征的地理区域, 这恰恰解释了近 5 Ma 以来裂腹鱼类出现大量物种形成事件的现象。本研究的研究结果支持裂腹鱼类群是青藏高原隆升的产物, 裂腹鱼类仍处在不断演化的过程中。

本研究基于线粒体基因组数据对裂腹鱼类的系统发育进行了分析, 今后, 更大的取样范围, 以及对全基因组数据和更全面的形态学数据的分析, 将能够使裂腹鱼类演化历史的研究进一步精细和完善。

#### 4 结论

以线粒体全基因组序列为基础, 采用不同的数据集 (13 PCGs 和 13 PCGs & 2 rDNA)、不同分析策略 (分子演化模型分区和不分区, 以及 ML 和 BI 方法), 对解决裂腹鱼类的系统发育关系没有显著影响。从分子遗传系统上, 不支持裂腹鱼类为独立的亚科, 它们是由“原始”类群与鲃亚科的鲈鲤属鱼类和“特化”与“高度特化”类群形成的并系群, “高度特化”类群的裂腹鱼从部分“特化”类群发育而来; 支持将“高度特化”和“特化”类群的裂腹鱼合并为 Schizopygopsini 族, “原始”类群与鲈鲤属合并为 Schizothoracini 族。裂腹鱼类的起源与演化与青藏高原隆起以及由此造成的环境气候变化密切相关。

## 参考文献:

- [1] Ahmad S M, Bhat F A, Balkhi M U H, et al. Mitochondrial DNA variability to explore the relationship complexity of Schizothoracine (Teleostei: Cyprinidae)[J]. *Genetica*, 2014, 142(6): 507-516.
- [2] Wu Y F. Systematic studies on the cyprinid fishes of the subfamily Schizothoracinae from China[J]. *Acta Biologica Plateau Sinica*, 1984, 3: 119-140. [武云飞. 中国裂腹鱼亚科鱼类的系统分类研究[J]. *高原生物学集刊*, 1984, 3: 119-140.]
- [3] Dai Y G, Xiao H. Review of studies on the germplasm resources of the schizothoracinae fishes[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27(32): 38-46. [代应贵, 肖海. 裂腹鱼类种质多样性研究综述[J]. *中国农学通报*, 2011, 27(32): 38-46.]
- [4] Chen X L, Yue P Q, Lin R D. Major groups within the family Cyprinidae and their phylogenetic relationships[J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 1984, 9(4): 424-440. [陈湘舜, 乐佩琦, 林人端. 鲤科的科下分类及其宗系发生[J]. *动物分类学报*, 1984, 9(4): 424-440.]
- [5] He S P, Liu H Z, Chen Y Y, et al. Phylogenetic study of Cyprinidae fishes based on cytochrome gene sequences[J]. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2004, 34(1): 96-104. [何舜平, 刘焕章, 陈宜瑜, 等. 基于细胞色素基因序列的鲤科鱼类系统发育研究鱼纲鲤形目[J]. *中国科学 C 辑生命科学*, 2004, 34(1): 96-104.]
- [6] He D K, Chen Y F. Biogeography and molecular phylogeny of the genus *Schizothorax* (Teleostei: Cyprinidae) in China inferred from cytochrome b sequences[J]. *Journal of Biogeography*, 2006, 33(8): 1448-1460.
- [7] Deng T, Wu F X, Zhou Z K, et al. Tibetan Plateau: An evolutionary junction for the history of modern biodiversity[J]. *Science China Earth Sciences*, 2020, 63(2): 172-187.
- [8] Zhao Y H, Zhang J, Zhang C G. The diversity of fishes in the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Bulletin of Biology*, 2008, 43(7): 8-10. [赵亚辉, 张洁, 张春光. 青藏高原鱼类的多样性[J]. *生物学通报*, 2008, 43(7): 8-10.]
- [9] Mirza M. A contribution to the systematics of the Schizothoracine fishes (Pisces: Cyprinidae) with the description of three new tribes[J]. *Pakistan Journal of Zoology*, 1991, 23: 339-341.
- [10] Cao W X, Chen Y Y, Wu Y F. Origin and evolution of Schizothoracine fishes in relation to the upheaval of the Qinghai-Xiang Plateau[M]//Anonym. *Studies on the Period, Amplitude and Type of the Uplift of the Qinghai-Xizang Plateau*. Beijing: Science Press, 1981: 118-130. [曹文宣, 陈宜瑜, 武云飞. 裂腹鱼类的起源和演化及其与青藏高原的隆起关系[M]//中国科学院青藏高原综合科学考察队. *青藏高原隆起的时代、幅度和形式问题*. 北京: 科学出版社, 1981: 118-130.]
- [11] He D K, Chen Y F, Chen Y Y, et al. Molecular phylogeny and uplift of Qinghai-Tibet Plateau of specialized group of Schizothoracine fishes[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2003, 48(22): 2354-2362. [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[J]. *科学通报*, 2003, 48(22): 2354-2362.]
- [12] Yang L, Sado T, Hirt M V, et al. Phylogeny and polyploidy: Resolving the classification of cyprinine fishes (Teleostei: Cypriniformes)[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2015, 85: 97-116.
- [13] Moore W S. Inferring phylogenies from mtDNA variation: Mitochondrial-gene trees versus nuclear-gene trees[J]. *Evolution*, 1995, 49(4): 718-726.
- [14] He D K, Chen Y F. Molecular phylogeny and biogeography of highly-specialized of Schizothoracine fishes[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2007, 52(3): 303-312. [何德奎, 陈毅峰. 高度特化等级裂腹鱼类分子系统发育与生物地理学[J]. *科学通报*, 2007, 52(3): 303-312.]
- [15] Ayelhan H, Guo Y, Meng W, et al. Phylogeny and divergence time estimation of Schizothoracinae fishes in Xinjiang[J]. *Hereditas (Beijing)*, 2014, 36(10): 1013-1020. [海萨·艾也力汗, 郭焱, 孟玮, 等. 新疆裂腹鱼类的系统发生关系及物种分化时间[J]. *遗传*, 2014, 36(10): 1013-1020.]
- [16] Li Y L. Determination of the complete mitochondrial genome of three species of Schizothoracinae fishes in the Qinghai-Tibet Plateau[D]. Shanghai: Fudan University, 2012. [李亚莉. 青藏高原三种裂腹鱼线粒体全基因组的测定[D]. 上海: 复旦大学, 2012.]
- [17] Boore J L. The use of genome-level characters for phylogenetic reconstruction[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(8): 439-446.
- [18] Bromham L, Duchêne S, Hua X, et al. Bayesian molecular dating: Opening up the black box[J]. *Biological Reviews*, 2018, 93(2): 1165-1191.
- [19] Li M Z, Long H X, Wang H T, et al. Determination of optimal parameters of multiple sequence alignment based on MAFFT program[J]. *Genomics and Applied Biology*, 2016, 35(7): 1668-1674. [李满枝, 龙海侠, 王洪涛, 等. 基于 MAFFT 的多序列比对最优参数的确定[J]. *基因组学与应用生物学*, 2016, 35(7): 1668-1674.]
- [20] Vaidya G, Lohman D J, Meier R. SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and Codon information[J]. *Cladistics*,



- 2011, 27(2): 171-180.
- [21] Larsson A. AliView: a fast and lightweight alignment viewer and editor for large datasets[J]. *Bioinformatics*, 2014, 30(22): 3276-3278.
- [22] Minh B Q, Schmidt H A, Chernomor O, et al. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2020, 37(5): 1530-1534.
- [23] Lanfear R, Frandsen P B, Wright A M, et al. PartitionFinder 2: New methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2016, 34(3): 772-773.
- [24] Ronquist F, Huelsenbeck J P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models[J]. *Bioinformatics*, 2003, 19(12): 1572-1574.
- [25] Rambaut A. FigTree v1.4.4, A Graphical Viewer of Phylogenetic Trees[CP/OL]. 2018. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software>.
- [26] Bouckaert R, Heled J, Kühnert D, et al. BEAST 2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis[J]. *PLoS Computational Biology*, 2014, 10(4): e1003537.
- [27] Li D P, Zhao Y, Liu J, et al. Late Cenozoic tectonic deformation on the northwestern margin of the Qinghai-Tibet plateau[J]. *Acta Geologica Sinica*, 2010, 84(3): 293-310. [黎敦朋, 赵越, 刘健, 等. 青藏高原西北缘晚新生代构造变形研究[J]. *地质学报*, 2010, 84(3): 293-310.]
- [28] He D K, Chen Y F, Chen Y Y, et al. Molecular phylogeny of the specialized schizothoracine fishes (Teleostei: Cyprinidae), with their implications for the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49(1): 39-48.
- [29] He D K, Chen Y F. Molecular phylogeny and biogeography of the highly specialized grade schizothoracine fishes (Teleostei: Cyprinidae) inferred from cytochrome b sequences[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2007, 52(6): 777-788.
- [30] Rambaut A, Drummond A J. Tracer v1.5: MCMC Trace Analyses Tool[CP/OL]. 2007.<http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- [31] Dahanukar N, Philip S, Krishnakumar K, et al. The phylogenetic position of *Lepidopygopsis typus* (Teleostei: Cyprinidae), a monotypic freshwater fish endemic to the Western Ghats of India[J]. *Zootaxa*, 2013, 3700: 113-139.
- [32] Miyamoto M M, Slightom J L, Goodman M. Phylogenetic relations of humans and African apes from DNA sequences in the psi eta-globin region[J]. *Science*, 1987, 238(4825): 369-373.
- [33] He M Q, Zhao R L, Hyde K D, et al. Notes, outline and divergence times of Basidiomycota[J]. *Fungal Diversity*, 2019, 99(1): 105-367.
- [34] Cox C J, Goffinet B, Shaw A J, et al. Phylogenetic relationships among the mosses based on heterogeneous Bayesian analysis of multiple genes from multiple genomic compartments[J]. *Systematic Botany*, 2004, 29(2): 234-250.
- [35] Wang X Z, Gan X N, Li J B, et al. Cyprinid phylogeny based on bayesian and maximum likelihood analyses of partitioned data: implications for Cyprinidae systematics[J]. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2012, 42(9): 648-661. [王绪祯, 甘小妮, 李俊兵, 等. 基于分区贝叶斯法和最大似然法的鲤科鱼类系统发育分析及其系统学意义[J]. *中国科学: 生命科学*, 2012, 42(9): 648-661.]
- [36] Xu Z Q, Li H B, Yang J S. An orogenic plateau-the orogenic collage and orogenic types of the Qinghai-Tibet plateau[J]. *Earth Science Frontiers*, 2006, 13(4): 1-17. [许志琴, 李海兵, 杨经绥. 造山的高原——青藏高原巨型造山拼贴体和造山类型[J]. *地学前缘*, 2006, 13(4): 1-17.]
- [37] Li W W, Liu Y, Xu Q H. Complete mitochondrial genome of *Schizothorax nukiangensis* Tsao (Cyprinidae: *Schizothorax*)[J]. *Mitochondrial DNA Part A*, 2016, 27(5): 3549-3550.
- [38] Li W W, Liu Y, Xu Q H. Complete mitochondrial genome of *Schizothorax gongshanensis* (Cypriniformes: Cyprinidae)[J]. *Mitochondrial DNA Part B*, 2016, 1(1): 528-529.
- [39] Bibi S, Fiaz khan M. Phylogenetic association of *Schizothorax esocinus* with other Schizothoracinae fishes based on protein coding genes[J]. *Mitochondrial DNA Part B*, 2019, 4(1): 352-354.
- [40] Yang T Y, Zhang R M, Guo Y, et al. Comparative study on partial mitochondrial *COI* gene of *Aspiorhynchus laticeps* and *Schizothorax biddulphi*[J]. *Journal of Hydroecology*, 2011, 32(1): 45-50. [杨天燕, 张人铭, 郭焱, 等. 扁吻鱼和塔里木裂腹鱼线粒体 *COI* 基因片段的比较研究[J]. *水生生态学杂志*, 2011, 32(1): 45-50.]
- [41] Zhang Y P, Du Y Y, Lou Z Y, et al. Molecular phylogeny of schizothoracinae fishes in Gansu Province based on mitochondrial cytochrome b gene sequences[J]. *Journal of Northwest Normal University (Natural Science)*, 2013, 49(5): 91-96, 102. [张艳萍, 杜岩岩, 娄忠玉, 等. 甘肃省几种裂腹鱼类系统发育关系探讨[J]. *西北师范大学学报(自然科学版)*, 2013, 49(5): 91-96, 102.]
- [42] Yu C J. Molecular phylogeny of three sub species of *Schizopygopsis malacanthus*, based on sequence analysis of cytochrome b and mitochondrial DNA control region[D]. Chengdu: Sichuan University, 2007. [余春瑾. 软刺裸裂尻鱼(*Schizopygopsis malacanthus*)三个亚种的分子系统发育研究[D]. 成都: 四川大学, 2007.]
- [43] Zhao K, Duan Z Y, Peng Z G, et al. The youngest split in sympatric schizothoracine fish (Cyprinidae) is shaped by ecological adaptations in a Tibetan Plateau glacier lake[J].

- Molecular Ecology, 2009, 18(17): 3616-3628.
- [44] Li Z W, Yu G A, Xu M Z, et al. Progress in studies on river morphodynamics in Qinghai-Tibet Plateau[J]. Advances in Water Science, 2016, 27(4): 617-628. [李志威, 余国安, 徐梦珍, 等. 青藏高原河流演变研究进展[J]. 水科学进展, 2016, 27(4): 617-628.]
- [45] Mo X X. A review and prospect of geological researches on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. Geology in China, 2010, 37(4): 841-853. [莫宣学. 青藏高原地质研究的回顾与展望[J]. 中国地质, 2010, 37(4): 841-853.]
- [46] Mo X X. Magmatism and evolution of the Tibetan Plateau[J]. Geological Journal of China Universities, 2011, 17(3): 351-367. [莫宣学. 岩浆作用与青藏高原演化[J]. 高校地质学报, 2011, 17(3): 351-367.]
- [47] Hou Z Q, Qu X M, Yang Z S, et al. Metallogenesis in Tibetan collisional orogenic belt: III. Mineralization in post-collisional extension setting[J]. Mineral Deposits, 2006, 25(6): 629-651. [侯增谦, 曲晓明, 杨竹森, 等. 青藏高原碰撞造山带: III. 后碰撞伸展成矿作用[J]. 矿床地质, 2006, 25(6): 629-651.]
- [48] Spicer R A, Su T, Valdes P J, et al. Why the 'Uplift of the Tibetan Plateau' is a myth[J]. National Science Review, 2021, 8(1): 152-170.
- [49] Zhang K X, Wang G C, Hong H L, et al. The study of the Cenozoic uplift in the Tibetan Plateau: A review[J]. Geological Bulletin of China, 2013, 32(1): 1-18. [张克信, 王国灿, 洪汉烈, 等. 青藏高原新生代隆升研究现状[J]. 地质通报, 2013, 32(1): 1-18.]
- [50] Wang M, Yang J X, Chen X Y. Molecular phylogeny and biogeography of *Percocypris* (Cyprinidae, Teleostei)[J]. PLoS ONE, 2013, 8(6): e61827.
- [51] Yang X P. The history and evolution of South Asian monsoon rainfall in the middle to late Miocene[D]. Xiamen: Xiamen University, 2020. [杨雪平. 中新世中期至晚期南
- 亚季风降雨的历史和演变[D]. 厦门: 厦门大学, 2020.]
- [52] Zachos J, Pagani M, Sloan L, et al. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present[J]. Science, 2001, 292(5517): 686-693.
- [53] Wang C S, Zhao X X, Liu Z F, et al. Constraints on the early uplift history of the Tibetan Plateau[J]. PNAS, 2008, 105(13): 4987-4992.
- [54] Shi Y F, Tang M C. Discussion on the relationship between the second uplift of the Qinghai-Tibet Plateau and the Asian monsoon incubation[J]. Science in China (Series D), 1998, 28(3): 263-271. [施雅风, 汤懋苍. 青藏高原二期隆升与亚洲季风孕育关系探讨 [J]. 中国科学(D 辑), 1998, 28(3): 263-271.]
- [55] Wu Y F, Chen Y Y. Fossil cyprinid fishes from the late Tertiary of north Xizang, China[J]. Vertebrates and Paleohumans, 1980, 18(1): 15-20. [武云飞, 陈宜瑜. 西藏北部新第三纪的鲤科鱼类化石[J]. 古脊椎动物与古人类, 1980, 18(1): 15-20.]
- [56] Zhao M. The vertical elevation distribution of Schizothoracinae fishes and the study on the fossils of the Schizothoracinae from Late Miocene to Pliocene in the Zanda Basin[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2011. [赵敏. 裂腹鱼亚科鱼类的垂直海拔分布以及札达盆地晚中新世至上新世裂腹鱼亚科化石的研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2011.]
- [57] Li J J, Fang X M, Pan B T, et al. Late Cenozoic intensive uplift of Qinghai-Xizang plateau and its impacts on environments in surrounding area[J]. Quaternary Sciences, 2001, 21(5): 381-391. [李吉均, 方小敏, 潘保田, 等. 新生代晚期青藏高原强烈隆起及其对周边环境的影响[J]. 第四纪研究, 2001, 21(5): 381-391.]
- [58] Rabosky D L, Chang J, Title P O, et al. An inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes[J]. Nature, 2018, 559(7714): 392-395.

## Study on the phylogeny of Schizothoracids based on complete mitochondrial genome

RUSTAM Delara<sup>1</sup>, YUAN Xiaoqian<sup>1</sup>, ZHANG Qi<sup>2</sup>, HAN Jie<sup>1,2</sup>

1. College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830046, China;

2. Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering; College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

**Abstract:** There has been much debate on the taxonomy of Schizothoracids. Phylogenetic study provides an effective way to solve taxonomic problems. In this study, mitochondrial genome data from GenBank were analyzed using the maximum likelihood and Bayesian methods to investigate the phylogeny of Schizothoracids. Two data sets were applied: one was composed of 13 protein coding genes (PCGs) and the other of 13 protein coding genes plus two rRNA genes (13 PCGs & 2 rDNAs). Phylogenetic relationships were reconstructed using the multi-partition and single-partition strategies, respectively, in adopting nucleotide substitution models to the data sets. The results showed a clear clustering within each of the three grades of Schizothoracids. The “primitive” Schizothoracids and the genus *Percocypris* of barbine fishes form a monophyletic group, while the “specialized” and “highly-specialized” Schizothoracids form the other evolutionary branch, being paraphyletic to the former. The “highly-specialized” Schizothoracids shared a most recent common ancestor with some “specialized” Schizothoracids. Our results do not support Schizothoracids as a subfamily, but support the combination of “specialized” and “highly-specialized” Schizothoracids into the Schizopygopsini tribe, while “primitive” Schizothoracids and the genus *Percocypris* are grouped as the Schizothoracini tribe. There was no significant improvement in solving the phylogenetic relationships of Schizothoracids when analyzing with different data sets and different data partition strategies. Time to most recent common ancestor (tMRCA) for main Schizothoracids groups was then estimated using 13 PCGs with a single-partition strategy in adopting nucleotide substitution models to data and the Bayesian method, with the geological evidence and mitochondrial DNA substitution rate as priors. The results showed that the tMRCA of Schizothoracids and *Percocypris* was about 13.16 Ma, suggesting that these fishes diverged at some point after the middle Miocene. The tMRCA of “primitive” Schizothoracids was about 4.94 Ma, indicating that they originated during the Pliocene. While the tMRCAs of “specialized” and “highly-specialized” groups imply that they began to differentiate from their common ancestor around 9.64 Ma ago, the tMRCA of the “highly-specialized” group suggests it originated approximately 5.40 Ma ago. Considering the geographical history of the distribution range, Schizothoracids may have originated late in the post-collisional period of the Indian and Eurasian plates, and the differentiation of main groups and speciation events in Schizothoracids could closely be related to the stage type evolution and climate fluctuation of the Qinghai-Tibet Plateau.

**Key words:** mitochondrial genome; phylogeny; Schizothoracids; tMRCA

**Corresponding author:** HAN Jie. E-mail: jiehan@bnu.edu.cn