

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2016.15261

图们江水系绒螯蟹的形态差异与遗传混杂

康伟, 吴廉, 刘金生, 张灿宇, 林明雪, 王军, 王成辉

上海海洋大学 农业部淡水水产种质资源重点实验室, 上海 201306

摘要: 为了研究图们江水系中华绒螯蟹的种群现状, 以图们江水系绒螯蟹为研究材料, 将我国黄河和辽河水系的中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*), 以及日本本土的日本绒螯蟹(*Eriocheir japonicus*)作为参照对象, 应用三种形态多元分析方法与 STRUCTURE 聚类分析方法, 对它们的 32 个外部形态性状进行分析。判别分析显示, 图们江群体的判别准确率最低(83.30%); 主成分分析显示图们江群体的 12 个差异最大的表型性状均位于中华绒螯蟹与日本绒螯蟹之间, 呈现为中间类型; 传统聚类显示图们江水系绒螯蟹与日本绒螯蟹的形态差异最小; STRUCTURE 聚类显示, 图们江有 60%的个体聚入日本绒螯蟹群体, 而只有 10%的个体聚入中华绒螯蟹群体, 其余 30%个体为中华绒螯蟹与日本绒螯蟹的中间类型。形态研究结果表明, 图们江水系绒螯蟹为中华绒螯蟹与日本绒螯蟹分布的重叠区与混杂区, 但其形态偏向日本绒螯蟹。

关键词: 图们江; 绒螯蟹; 形态性状; 多元分析; 混杂

中图分类号: S932

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2016)03-0505-10

东亚地区是中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)与日本绒螯蟹(*Eriocheir japonicus*)的主要分布区, 东至东经 124°, 北至北纬 43°均有两者的分布, 而中华绒螯蟹主要分布在我国渤海、黄海、东海沿岸诸省^[1], 日本绒螯蟹主要分布在俄罗斯远东、日本、韩国和朝鲜^[2]。

赵乃刚等^[1]曾报道了俄罗斯海参崴(E131°90', N43°21')绒螯蟹, 其表型特征处于中华绒螯蟹与日本绒螯蟹之间, 但更接近于日本绒螯蟹, 而将海参崴地区视为是日本绒螯蟹的一个分布区。Xu 等^[3-4]利用 mtDNA 和 AFLP 分子标记分析认为, 海参崴最初为日本绒螯蟹的一个分布区, 而随后中华绒螯蟹扩散到该地, 现为中华绒螯蟹与日本绒螯蟹的分布混杂区。从以上报导可见, 东北亚地区存在中华绒螯蟹与日本绒螯蟹的混杂区。因而, 研究东北亚地区绒螯蟹相

互间的混杂, 可为东北亚地区的生物地理学研究提供参考。

图们江(E129°50', N42°51')位于我国吉林省东部, 干流全长约 525 km, 东南面注入日本海, 现为中国、朝鲜、俄罗斯三国的界河^[5]。图们江虽属一条国际性河流, 但对其渔业资源的研究与开发利用却一直受到忽视。在绒螯蟹方面, 我国虽已对不同水系群体进行了广泛而深入的研究^[6-16], 但研究仅扩展到北方的辽河水系, 而尚未见图们江水系绒螯蟹的研究报道。濒临海参崴的图们江是否也是中华绒螯蟹与日本绒螯蟹的混杂区尚不得而知。

本研究以图们江水系绒螯蟹为重点研究材料, 将我国北方的黄河和辽河水系的中华绒螯蟹, 以及日本本土的日本绒螯蟹为参照对象, 首先从表型方面分析图们江水系绒螯蟹的形态学特征, 探

收稿日期: 2015-07-01; 修订日期: 2015-08-20.

基金项目: 上海市中华绒螯蟹产业技术体系项目[沪农科(产)字 2014 第 4 号]; 上海市科委崇明科技专项项目(13391912102); 上海市工程技术中心建设项目(13DZ2251800).

作者简介: 康伟(1990-), 男, 硕士研究生, 研究方向为水产动物种质资源与种苗工程. E-mail: 1139093665@qq.com

通信作者: 王成辉, 教授. E-mail: wangch@shou.edu.cn

讨是否存在中华绒螯蟹与日本绒螯蟹的遗传混杂, 以期为东北亚地区绒螯蟹的种质研究提供更多有益资料。

1 材料与方法

1.1 样本采集

图们江水系绒螯蟹[代号: TR, 30 只, 体重(103.4 ± 19.4) g]于 2014 年 5 月采自吉林省珲春市($E129^{\circ}50'$, $N42^{\circ}51'$)。黄河水系中华绒螯蟹[代号:

YR, 59 只, 体重(99 ± 30.5) g]于 2014 年 9 月采自山东省东营市($E119^{\circ}10'$, $N38^{\circ}10'$)。辽河水系中华绒螯蟹[代号: LR, 75 只, 体重(123.5 ± 42.2) g]于 2014 年 10 月采自辽宁省盘锦市($E122^{\circ}31'$, $N41^{\circ}27'$)。日本绒螯蟹[代号: JP, 27 只, 体重(114.9 ± 37.9) g]于 2014 年 9 月采自日本的北海道($E141^{\circ}58'$, $N43^{\circ}08'$)和鹿儿岛($E131^{\circ}12'$, $N32^{\circ}18'$)。以上各样本均为野生环境中已完成生殖蜕壳的 2 龄成蟹。本研究绒螯蟹样本具体采集位置如图 1。

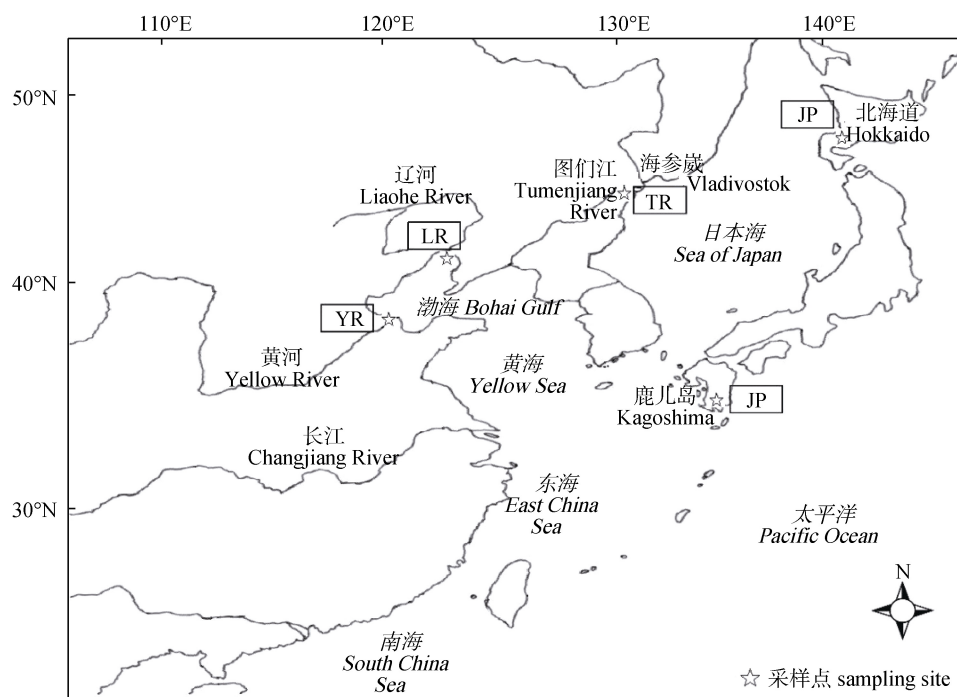


图 1 本研究绒螯蟹的分布区与采样位置图示

Fig. 1 Distributing and sampling sites of the mitten crabs used in this study

1.2 表型数据测量

参照李晨虹等^[7]发表的资料(图 2), 应用游标卡尺对每只绒螯蟹样本进行形态性状参数测量, 测量数据精确到 0.01 mm。本实验共测量了 191 只样本的 6112 个表型形态数据。

1.3 数据处理与分析

为消除个体大小对数据分析的影响, 首先将每只样本的表型形态数据分别除以各自的背甲长(L1), 以矫正为比例性状参数。然后对校正后的数据分别进行单因素方差分析、判别分析、主成分

分析、传统的欧氏聚类分析与 STRUCTURE 聚类分析。前四项分析运用 SPSS 20.0 软件进行, 而 STRUCTURE 聚类分析参照林明雪等^[17]的方法, 把形态学数据转化为分子学数据进行分析。应用 STRUCTURE 2.3.4^[18]软件进行 4 个群体间的聚类关系分析, 设置聚类数值(K)从 1 到 4, 分析参数为: burn-in=20000, MCMC iteration=1000000, 最佳 K 值(ΔK)根据 Falush 等^[19]的方法确定, 所得到的聚类分布用 DISTRUCT^[20]程序绘制成彩色柱状图。

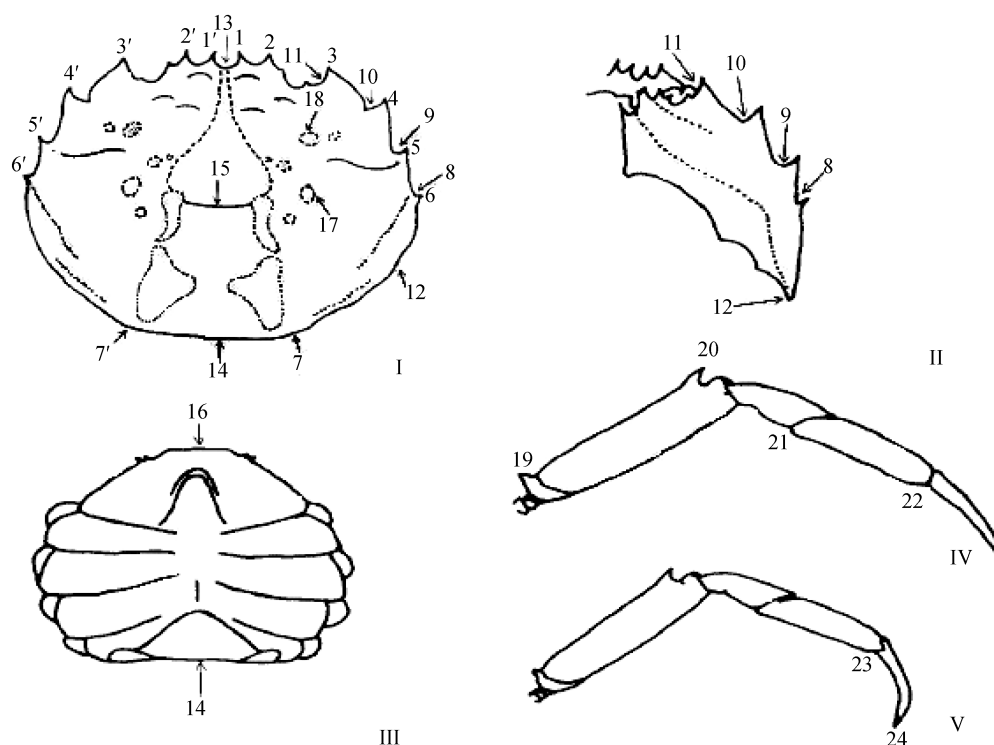


图 2 实验绒螯蟹测量示意图

I. 背甲背面测量点位置(A1-A7; B1-B4; L1-L3; S1-S7). II. 背甲侧面测量点位置(C1-C4). III. 腹甲测量点位置(L4, L5). IV. 第四步足测量点位置(F1, F2). V. 第五步足测量点位置(F3, F4). A1: 1-1', A2: 2-2', A3: 3-3', A4: 4-4', A5: 5-5', A6: 6-6', A7: 7-7'; B1: 7-8, B2: 7-9, B3: 7-10, B4: 7-11; C1: 12-8, C2: 12-9, C3: 12-10, C4: 12-11; L1: 13-14, L2: 13-15, L3: 15-14, L4: 14-16, L5: 16-13; H: 测量点 16 处的高度, S1: 12-17, S2: 12-18, S3: 17-3, S4: 17-4, S5: 17-5, S6: 17-6, S7: 17-7; F1: 19-20, F2: 21-22; F3: 23-24, F4: 测量点 23 处的宽度.

Fig. 2 Morphological measurement landmarks of the studied mitten crab

I. The measured point on the back of the carapace (A1-A7; B1-B4; L1-L3; S1-S7). II. The measured point on the side of the carapace (C1-C4). III. The measured point of the breastplate (L4, L5). IV. The measured point of the length of the fourth pereiopod (F1, F2). V. The measured point of the length of the fifth pereiopod (F3, F4). A1: 1-1', A2: 2-2', A3: 3-3', A4: 4-4', A5: 5-5', A6: 6-6', A7: 7-7'; B1: 7-8, B2: 7-9, B3: 7-10, B4: 7-11; C1: 12-8, C2: 12-9, C3: 12-10, C4: 12-11; L1: 13-14, L2: 13-15, L3: 15-14, L4: 14-16, L5: 16-13; H: The height of 16 point, S1: 12-17, S2: 12-18, S3: 17-3, S4: 17-4, S5: 17-5, S6: 17-6, S7: 17-7; F1: 19-20, F2: 21-22; F3: 23-24, F4: The width of 23 point.

2 结果与分析

2.1 方差分析

将各形态性状矫正为比例性状后, 进行群体间的单因素方差分析, 结果表明, 除性状 L2、A3 差异不显著($P>0.05$)外, 其余性状在不同群体间均存在极显著差异($P<0.01$), 具体如表 1 所示。

2.2 判别分析

判别分析能将黄河、辽河、图们江水系绒螯蟹和日本本土绒螯蟹较好地区别开来, 其判别准确率达 83.30%~100%, 综合判别准确率为 93.20%

(表 2)。辽河水系群体的判别准确率最高(100%), 群体内没有一个样本判别到其他群体中, 也没有其他群体的个体判别到这个群体中, 表明当前辽河群体与其他群体的表型差异最明显。而图们江水系群体的判别准确率最低(83.30%), 其有 2 个个体被判入到黄河水系的中华绒螯蟹群体, 3 个个体被判入到日本绒螯蟹群体。

2.3 主成分分析

在主成分分析中, 前 5 个较大贡献率的主成分解释了总变异量的 69.93%, 即主成分(1)为 38.27%、主成分(2)为 16.78%、主成分(3)为 6.04%、主成分(4)为 4.77%、主成分(5)为 4.07%。用主成

表 1 4 个群体绒螯蟹的表型特征值
Tab. 1 Results of morphological character of the four populations of mitten crabs

		种群 population			
特征 character		TR	JP	YR	LR
A1(1-1')		0.082±0.011 ^{ab}	0.085±0.009 ^a	0.085±0.010 ^a	0.079±0.011 ^b
A2(2-2')		0.254±0.012 ^a	0.254±0.011 ^a	0.243±0.009 ^b	0.239±0.013 ^c
A3(3-3')		0.620±0.020 ^a	0.617±0.022 ^{ab}	0.618±0.037 ^a	0.607±0.019 ^b
A4(4-4')		0.902±0.015 ^{ab}	0.891±0.020 ^{bc}	0.906±0.035 ^a	0.884±0.023 ^c
A5(5-5')		1.026±0.015 ^b	1.015±0.022 ^b	1.040±0.024 ^a	1.023±0.022 ^b
A6(6-6')		1.079±0.017 ^c	1.058±0.022 ^d	1.108±0.034 ^a	1.095±0.024 ^b
A7(7-7')		0.547±0.036 ^a	0.505±0.032 ^{bc}	0.499±0.044 ^c	0.516±0.032 ^b
B1(7-8)		0.571±0.021 ^c	0.569±0.017 ^c	0.597±0.017 ^b	0.605±0.022 ^a
B2(7-9)		0.674±0.020 ^c	0.676±0.018 ^c	0.699±0.019 ^b	0.707±0.024 ^a
B3(7-10)		0.804±0.021 ^c	0.799±0.017 ^c	0.822±0.018 ^b	0.832±0.022 ^a
B4(7-11)		0.886±0.015 ^b	0.881±0.016 ^b	0.888±0.017 ^b	0.895±0.020 ^a
C1(12-8)		0.234±0.018 ^{bc}	0.227±0.014 ^c	0.241±0.016 ^b	0.283±0.025 ^a
C2(12-9)		0.369±0.017 ^c	0.367±0.017 ^c	0.379±0.019 ^b	0.424±0.027 ^a
C3(12-10)		0.516±0.017 ^{bc}	0.511±0.019 ^c	0.525±0.020 ^b	0.571±0.030 ^a
C4(12-11)		0.646±0.018 ^b	0.642±0.019 ^b	0.637±0.030 ^b	0.682±0.029 ^a
L2(13-15)		0.547±0.011 ^{ab}	0.545±0.011 ^{ab}	0.544±0.013 ^b	0.584±0.012 ^a
L3(15-14)		0.513±0.013 ^c	0.484±0.023 ^d	0.519±0.016 ^b	0.555±0.015 ^a
L4(14-16)		0.737±0.020 ^b	0.721±0.019 ^c	0.735±0.039 ^b	0.770±0.018 ^a
L5(16-13)		0.437±0.025 ^b	0.457±0.030 ^a	0.428±0.018 ^b	0.384±0.027 ^c
H(16 点处高度) the height of 16 point		0.514±0.020 ^b	0.502±0.041 ^b	0.541±0.035 ^a	0.542±0.018 ^a
S1(12-17)		0.518±0.009 ^b	0.505±0.034 ^c	0.533±0.016 ^a	0.523±0.011 ^b
S2(12-18)		0.472±0.014 ^c	0.461±0.013 ^d	0.488±0.019 ^b	0.554±0.013 ^a
S3(17-3)		0.410±0.016 ^b	0.410±0.009 ^b	0.410±0.012 ^b	0.539±0.014 ^a
S4(17-4)		0.385±0.010 ^b	0.383±0.009 ^b	0.381±0.013 ^b	0.507±0.017 ^a
S5(17-5)		0.375±0.034 ^b	0.369±0.010 ^b	0.373±0.011 ^b	0.460±0.014 ^a
S6(17-6)		0.415±0.009 ^c	0.405±0.011 ^d	0.429±0.012 ^b	0.470±0.016 ^a
S7(17-7)		0.600±0.015 ^b	0.588±0.022 ^c	0.623±0.014 ^a	0.535±0.018 ^b
F1(19-20)		0.688±0.046 ^b	0.656±0.044 ^c	0.729±0.054 ^a	0.696±0.050 ^b
F2(21-22)		0.453±0.037 ^b	0.412±0.024 ^c	0.464±0.035 ^b	0.481±0.030 ^a
F3(23-24)		0.436±0.024 ^b	0.408±0.017 ^c	0.459±0.037 ^a	0.431±0.035 ^b
F4(23 点处宽度) the width of 23 point		0.062±0.004 ^b	0.062±0.005 ^b	0.067±0.008 ^a	0.062±0.007 ^b

注: 图们江水系绒螯蟹(代号: TR, 30 只); 黄河水系中华绒螯蟹(代号: YR, 59 只); 辽河水系中华绒螯蟹(代号: LR, 75 只); 日本绒螯蟹(代号: JP, 27 只). 同行中不同上标字母表示不同群体间差异显著($P<0.05$).

Note: Mitten crabs in the Tumenjiang River (code: TR, 30); Chinese mitten crabs in the Yellow River (code: YR, 59); Chinese mitten crabs in the Liaohe River (code: LR, 75); Japanese mitten crabs (code: JP, 27). Different letters in the same row denote significant difference between different populations of mitten crabs ($P<0.05$).

表 2 4 个群体绒螯蟹的判别分析结果
Tab. 2 Results of discriminant analysis of the four populations of mitten crabs

群体 population	群体 population				判别准确率/% accuracy of discrimination	综合判别率/% accuracy of synthetic discrimination
	TR	JP	YR	LR		
TR	25	3	2	0	83.30	93.20
JP	2	23	2	0	85.20	
YR	3	1	55	0	93.20	
LR	0	0	0	75	100.00	
合计 total	30	27	59	75		

注: 图们江水系绒螯蟹(代号: TR, 30 只); 黄河水系中华绒螯蟹(代号: YR, 59 只); 辽河水系中华绒螯蟹(代号: LR, 75 只); 日本绒螯蟹(代号: JP, 27 只).

Note: Mitten crabs in the Tumenjiang River (code: TR, 30); Chinese mitten crabs in the Yellow River (code: YR, 59); Chinese mitten crabs in the Liaohe River (code: LR, 75); Japanese mitten crabs (code: JP, 27).

分(1)与主成分(2)作图(图 3), 主成分(1)能将辽河中华绒螯蟹群体与其他 3 个群体较好地区分开来,

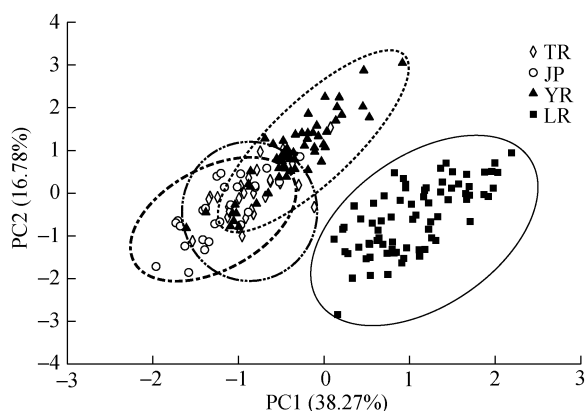


图 3 4 个群体绒螯蟹的主成分分析图

图们江水系绒螯蟹(代号: TR, 30 只); 黄河水系中华绒螯蟹(代号: YR, 59 只); 辽河水系中华绒螯蟹(代号: LR, 75 只); 日本绒螯蟹(代号: JP, 27 只).

Fig. 3 Result of principle component analysis of the four populations of mitten crabs

Mitten crabs in the Tumenjiang River (code: TR, 30); Chinese mitten crabs in the Yellow River (code: YR, 59); Chinese mitten crabs in the Liaohe River (code: LR, 75); Japanese mitten crabs (code: JP, 27).

而其他 3 个群体存在一定程度的重叠区, 尤其是图们江水系群体处于黄河中华绒螯蟹群体与日本绒螯蟹群体之间, 重叠程度最高, 表明图们江水系绒螯蟹存在两种绒螯蟹的混杂。

进一步观察因子载荷矩阵, 主成分(1)主要区别于 C1、C2、C3、C4、L3、L4、L5、S2、S3、S4、S5、S6、S7 这 13 个表型性状, 基本反映的是绒螯蟹背甲背面前缘部分的特征; 主成分(2)主要区别于 A6、B1、B2、B3、B4 这 5 个表型性状, 基本反映的是背甲侧面部分的特征; 主成分(3)主要区别于 F1、F2、F3、F4 这 4 个表型性状, 基本反映的是步足的形态特征。由于主成分(1)的贡献率最大, 故 4 个群体在形态上的主要区别在于背甲前缘部分特征。将黄河、辽河群体合并为一个中华绒螯蟹群体(代号: ES), 分别对主成分(1)中差异较大的 13 个表型性状作图(图 4), 发现除性状 S7 外, 图们江群体的其余 12 个表型性状均位于中华绒螯蟹与日本绒螯蟹之间, 呈现为中间类型。

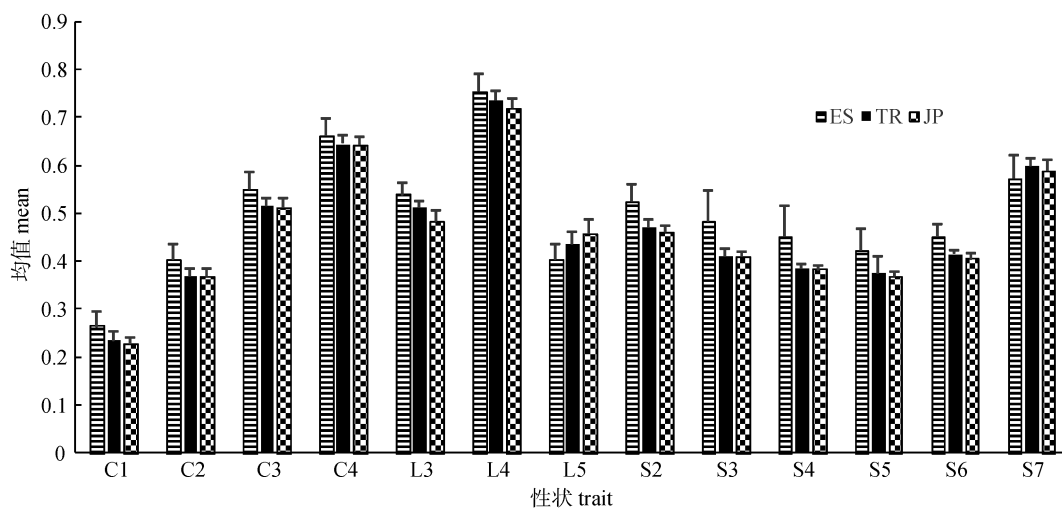


图 4 图们江水系绒螯蟹群体与中华绒螯蟹、日本绒螯蟹 13 个差异较大形态性状的对比

图们江水系绒螯蟹(代号: TR, 30 只); 中华绒螯蟹(代号: ES, 134 只); 日本绒螯蟹(代号: JP, 27 只).

Fig. 4 The 13 highly different morphological traits in the Tumenjiang populations compared to the Chinese and Japanese mitten crabs
Mitten crabs in the Tumenjiang River (code: TR, 30); Chinese mitten crabs (code: ES, 134); Japanese mitten crabs (code: JP, 27).

2.4 聚类分析

传统聚类分析发现, 图们江群体与日本绒螯蟹的欧氏距离最短(4.661), 两者的形态最为

接近。中华绒螯蟹辽河群体与日本绒螯蟹的欧氏距离最大(10.242), 两者的形态差异最大(表 3, 图 5)。

表 3 4 个群体绒螯蟹形态差异的欧氏形态距离

Tab. 3 Normalized Euclidean distances of morphological difference among the four populations of mitten crabs

群体 population	TR	JP	YR
JP	4.661		
YR	6.158	7.858	
LR	8.820	10.242	8.939

注: 图们江水系绒螯蟹(代号: TR, 30 只); 黄河水系中华绒螯蟹(代号: YR, 59 只); 辽河水系中华绒螯蟹(代号: LR, 75 只); 日本绒螯蟹(代号: JP, 27 只).

Note: Mitten crabs in the Tumenjiang River (Code: TR, 30); Chinese mitten crabs in the Yellow River (Code: YR, 59); Chinese mitten crabs in the Liaohe River (Code: LR, 75); Japanese mitten crabs (Code: JP, 27).

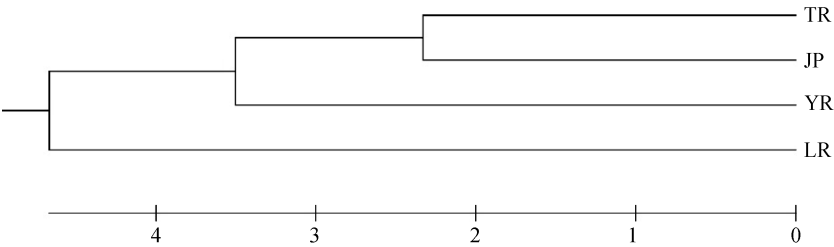


图 5 4 个群体绒螯蟹的形态聚类分析

图们江水系绒螯蟹(代号: TR, 30 只); 黄河水系中华绒螯蟹(代号: YR, 59 只); 辽河水系中华绒螯蟹(代号: LR, 75 只); 日本绒螯蟹(代号: JP, 27 只).

Fig. 5 Cluster dendrogram of morphological difference among the four populations of mitten crabs

Mitten crabs in the Tumenjiang River (Code: TR, 30); Chinese mitten crabs in the Yellow River (Code: YR, 59); Chinese mitten crabs in the Liaohe River (Code: LR, 75); Japanese mitten crabs (Code: JP, 27).

4 个群体 STRUCTURE 聚类结果显示, 图们江水系群体与日本绒螯蟹、中华绒螯蟹黄河群体较为接近, 而中华绒螯蟹辽河群体与它们的形态差异较大。为消除辽河群体形态差异较大而对聚类分析结果带来的影响, 进一步对中华绒螯蟹黄河群体、日本绒螯蟹、图们江水系绒螯蟹群体进

行 STRUCTURE 聚类分析, 结果显示, 当 $K=2$ 时 ($\Delta K=2706$), 出现最高峰值, 表明 $K=2$ 为群体的最佳分组, 3 个群体聚为两大类(图 6), 即日本绒螯蟹和图们江群体聚为一类, 中华绒螯蟹黄河群体单独为一类。按后验概率大于 80% 计, 图们江群体有 60% 的个体偏向日本绒螯蟹, 有 10% 的个体

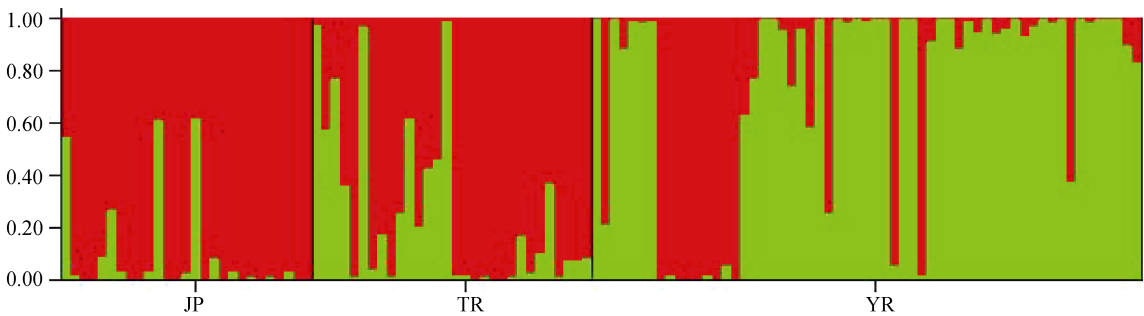


图 6 3 个绒螯蟹群体的 STRUCTURE 聚类分析图

图们江水系绒螯蟹(代号: TR, 30 只); 黄河水系中华绒螯蟹(代号: YR, 59 只); 日本绒螯蟹(代号: JP, 27 只).

红色代表日本绒螯蟹群体, 绿色代表中华绒螯蟹群体.

Fig. 6 STRUCTURE cluster analysis of the three populations of mitten crabs

Mitten crabs in the Tumenjiang River (Code: TR, 30); Chinese mitten crabs in the Yellow River (Code: YR, 59); Japanese mitten crabs (Code: JP, 27). Red represented Japanese mitten crabs population; Green represented Chinese mitten crabs population.

偏向中华绒螯蟹, 而其余 30% 个体为中华绒螯蟹与日本绒螯蟹的中间类型。

3 讨论

形态特征是物种遗传特性的外在表现, 是遗传多样性最直接、最直观的表现形式, 也是分类学上重要的依据^[21]。在水产动物, 多元分析方法已被广泛用于群体的形态等差异分析^[22-26]。绒螯蟹作为一个分布范围广、纬度跨度大的物种, 形态特征反映了其长期的生物进化历程与生态适应性, 也会体现出不同群体间的相互连接与渗透。本研究应用形态多元分析方法与分子群体遗传学方法(如 STRUCTURE 聚类分析), 发现图们江水系绒螯蟹的形态学特征介于中华绒螯蟹与日本绒螯蟹之间, 表现出最高程度的遗传混杂(表 2, 图 3, 图 4, 图 6)。从生物地理学角度看, 第四纪气候振荡影响了东北亚地区物种的地理分布和遗传结构, 海平面的上升或下降导致了东北亚区域边缘海发生变化^[27-28]。间冰时期, 海平面上升, 很多物种随着海域的扩张而发生从南向北, 即从热带向温带扩散的现象, 把东北亚地区开拓为新的栖息地^[29-33]。绒螯蟹具有生殖洄游的习性, 其蚤状幼体阶段的游动能力相对薄弱, 容易受到洋流的影响而发生扩散, 而图们江水系正位于中华绒螯蟹与日本绒螯蟹天然分布区之间, 生物群体的扩散或扩张为两种绒螯蟹在图们江水系的分布重叠提供了可能, 进而产生遗传混杂。此外, 图们江注入日本海, 鸭绿江注入黄海, 两条水系共同起源于长白山, 同样可能会导致两种绒螯蟹在图们江水系的混杂。从判别分析与 STRUCTURE 聚类分析可见图们江群体的大部分个体被判入自身群体当中, 反映了图们江群体的长期生态适应性, 同样体现了中华绒螯蟹与日本绒螯蟹的相互混杂。

本研究结果还表明, 图们江群体的表型形态特征偏向于日本绒螯蟹。张弥曼等^[34]研究了第三纪中国东部和日本列岛的鱼类化石, 结果发现两地共有许多鲤科鱼类, 表明两地相连属于同一区系, 在日本列岛与中国大陆分离后, 这一共有区系被隔离。因而, 本研究推测濒临海参崴的图们

江水系可能为日本绒螯蟹的边缘分布, 后期由于板块的移动、日本海的迅速扩张形成孤立分布, 而中华绒螯蟹是作为扩散种, 与之发生杂交, 随后子代经过长期的遗传交流产生遗传混杂, 其混杂群体的表型处于中华与日本绒螯蟹之间, 而偏向于日本绒螯蟹的表型。图们江东南面注入日本海, 日本海周边环境更有利于偏向于日本群体表型特征的绒螯蟹适应生存, 这也符合生物与环境的相互作用而导致生物的进化的规律, 这一混杂群体增加了其存活、生长和繁殖能力, 具有更强的环境适应性。东北亚地区位于地球最大陆地与最大大洋之间, 是地理上的一个独特地域^[35], 作为东北亚地区的图们江水系, 该水系中的绒螯蟹为中华绒螯蟹与日本绒螯蟹杂交渐渗产生的混杂群体, 其形态上偏向于日本绒螯蟹, 但这只是从表型特征上判定。杂交作为生物进化的一种重要的表现形式和手段, 在一定程度上会伴随着遗传渐渗的发生, 是一个渐变的过程, 这在许多物种都有所体现^[36-39], 而对于图们江水系绒螯蟹混杂以及形成混杂机制的研究, 还需要后续大量的研究资料去佐证。

参考文献:

- [1] Zhao N G, Bao X S, Zhang L S, et al. Artificial Breeding, Propagation and Culture of Chinese Citten Crab[M]. Hefei: Anhui Science and Tecnology Press, 1988: 1-10. [赵乃刚, 包祥生, 张列士, 等. 河蟹人工繁殖与增养殖[M]. 合肥: 安徽科学出版社, 1988: 1-10.]
- [2] Sakai T. Crabs of Japan and Adjacent Seas[M]. Tokyo: Kodansha, 1976: 111-112.
- [3] Xu J W, Chan T Y, Chu K H, et al. Phylogeography of the mitten crab *Eriocheir sensu stricto* in East Asia: Pleistocene isolation, population expansion and secondary contact[J]. Mol Phylogenet Evol, 2009, 52(1): 45-56.
- [4] Xu J W, Chu K H. Genome scan of the mitten crab *Eriocheir sensu stricto* in East Asia: Population differentiation, hybridization and adaptive speciation[J]. Mol Phylogenet Evol, 2012, 64(1): 118-129.
- [5] Zhu W H, Cao G L, Li Y, et al. Research on the health assessment of river ecosystem in the area of Tumen River Basin[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(14): 3969-3977. [朱卫红, 曹光兰, 李莹, 等. 图们江流域河流生态系统健康评价[J]. 生态学报, 2014, 34(14): 3969-3977.]

- [6] Xu J W, Ren M R, Li S F, et al. Morphological identification of population of *Eriocheir sinensis* from Changjiang, Liaohe and Oujiang River[J]. Journal of Fisheries of China, 1997, 21(3): 269–275. [许加武, 任明荣, 李思发, 等. 长江、辽河、瓯江中华绒螯蟹种群的形态判别[J]. 水产学报, 1997, 21(3): 269–275.]
- [7] Li C H, Li S F. Phylogenesis of populations of mitten crabs (*Eriocheir sinensis*, *Eriocheir japonicus*) in six river systems of mainland China: morphology discriminant analysis[J]. Journal of Fisheries of China, 1999, 23(4): 337–342. [李晨虹, 李思发. 中国大陆沿海六水系绒螯蟹(中华绒螯蟹和日本绒螯蟹)群体亲缘关系: 形态判别分析[J]. 水产学报, 1999, 23(4): 337–342.]
- [8] Wang C H, Li S F. Advances in studies on germplasm in Chinese mitten crab, *Eriocheir Sinensis*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2002, 9(1): 82–86. [王成辉, 李思发. 中华绒螯蟹种质研究进展[J]. 中国水产科学, 2002, 9(1): 82–86.]
- [9] Sui L Y, Zhang F M, Wang X M, et al. Genetic diversity and population structure of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* in its native range[J]. Mar Biol, 2009, 156(8): 1573–1583.
- [10] Wang W, Xu C, Zhang W B, et al. Comparative studies on morphological differences among four local population of mitten crab[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2007, 23(6): 648–653. [王武, 徐灿, 张文博, 等. 四个地方种群绒螯蟹形态差异的比较研究[J]. 中国农学通报, 2007, 23(6): 648–653.]
- [11] He J, Xu P, Zhu J, et al. Morphological variations and species validity of *Eriocheir sinensis* in the north and south drainage systems of China[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2009, 20(3): 79–86. [何杰, 徐跑, 朱健, 等. 南北水系中华绒螯蟹形态差异分析[J]. 海洋湖沼通报, 2009, 20(3): 79–86.]
- [12] Wang Q, Li X D, Dai W, et al. The morphological discrimination of population of mitten crab in different river systems[J]. Fisheries Science, 2006, 25(3): 125–128. [王茜, 李晓东, 戴伟, 等. 不同水系绒螯蟹群体外部形态的判别分析[J]. 水产科学, 2006, 25(3): 125–128.]
- [13] Zhou L. Study on genetic variation and introgression of mitten crab in the Minjiang River[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2012: 1–54. [周陆. 闽江水系绒螯蟹的遗传变异与遗传渐渗研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2012: 1–54.]
- [14] Yang W B, Su Y P, Liu H B, et al. A comparative study of morphological characteristics and elemental fingerprints of Chinese mitten crab *Eriocheir Sinensis* from three lakes[J]. Journal of Fishery Science of China, 2012, 19(1): 84–93. [杨文斌, 苏彦平, 刘洪波, 等. 长江水系 3 个湖泊中华绒螯蟹形态及元素“指纹”特征[J]. 中国水产科学, 2012, 19(1): 84–93.]
- [15] Sun H Y, Zhou K Y, Lu J J, et al. Mitochondrial 16 S Rdna sequence variations and molecular identification markers of *Eriocheir sinensis*[J]. Progress in Natural Science, 2002, 12(5): 485–490. [孙红英, 周开亚, 陆健健, 等. 中国大陆绒螯蟹线粒体 16S rDNA 序列变异与分子鉴定标记[J]. 自然科学进展, 2002, 12(5): 485–490.]
- [16] Sun H Y, Wang G Y, Zhang D Z, et al. Mitochondrial DNA sequence variation in two geographical subspecies the mitten crab *Eriocheir japonicus*[J]. Acta Zoologica Sinica, 2005, 51(5): 862–866. [孙红英, 王光跃, 张代臻, 等. 中华绒螯蟹与合浦绒螯蟹两地理亚种的线粒体 DNA 序列变异[J]. 动物学报, 2005, 51(5): 862–866.]
- [17] Lin M X, Wang J, Wang J, et al. Applicability of molecular population genetics methods in analyzing common carp morphological data[J]. Journal of Fisheries of China, 2015, 39(6): 769–778. [林明雪, 王剑, 王军, 等. 分子群体遗传学方法处理鲤形态学数据的适用性[J]. 水产学报, 2015, 39(6): 769–778.]
- [18] Pritchard J K, Stephens M, Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data[J]. Genetics, 2000, 155(2): 945–959.
- [19] Falush D, Stephens M, Pritchard J K. Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies[J]. Genetics, 2003, 164(4): 1567–1587.
- [20] Rosenberg N A. DISTRUCT: a program for the graphical display of population structure[J]. Mol Ecol Notes, 2004, 4(1): 137–138.
- [21] Siström M, Edwards D L, Donnellan S, et al. Morphological differentiation correlates with ecological but not with genetic divergence in a *Gehyra gecko*[J]. J Evol Biol, 2012, 25(4): 647–660.
- [22] Li Z X, Li J, Wang Q Y, et al. The comparison of morphological characteristics in selected new variety “Huang hai No. 1” and the wild population of shrimp *Fenneropenaeus chinensis*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(3): 384–388. [李朝霞, 李健, 王清印, 等. 中国对虾“黄海 1 号”选育群体与野生群体的形态特征比较[J]. 中国水产科学, 2006, 13(3): 384–388.]
- [23] Gou H, Chen L Q, Yang G L, et al. Morphological variations analysis among eight populations of cultivated and wild and hybridized in *Macrobrachium rosenbergii*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(4): 530–535. [郭慧, 陈

- 立侨, 杨国梁, 等. 不同罗氏沼虾种群形态差异的比较研究[J]. 中国水产科学, 2006, 13(4): 530–535.]
- [24] Can X P, You X X, Zeng F R, et al. Analysis on morphological variations among five populations of *Marsupenaeus japonicus* from coastal areas of China[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(3): 478–486. [蔡晓鹏, 游欣欣, 曾凡荣, 等. 中国沿海日本囊对虾 5 个地理群体间形态差异比较分析[J]. 中国水产科学, 2010, 17(3): 478–486.]
- [25] Zhang F X, Liu Y, Zhang X M. Morphological diversity of sagittae of *Patagonotothen ramsayi* in the southwestern Atlantic Ocean[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2014, 21(3): 581–592. [张凤霞, 刘岩, 张秀梅. 西南大西洋拉氏南美南极鱼耳石形态的多样性[J]. 中国水产科学, 2014, 21(3): 581–592.]
- [26] Ding J Q, Liu P, Li J, et al. Analysis of morphological variation among four wild population of *Charybdis japonica* from coastal waters of China[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2012, 19(4): 604–610. [丁金强, 刘萍, 李健, 等. 中国沿海日本蟳 4 个地理群体的形态差异比较分析[J]. 中国水产科学, 2012, 19(4): 604–610.]
- [27] Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages[J]. Nature, 2000, 405(6789): 907–913
- [28] Li T G, Jiang B, Sun R T, et al. Evolution pattern of warm current system of the East China Sea and the Yellow Sea since the last deglaciation[J]. Quaternary Sciences, 2007, 27(6): 945–954. [李铁刚, 江波, 孙荣涛, 等. 末次冰消期以来东黄海暖流系统的演化[J]. 第四纪研究, 2007, 27(6): 945–954.]
- [29] Hidetoshi O. Geographic patterns of endemism and speciation in amphibians and reptiles of the Ryukyu archipelago, Japan, with special reference to their paleogeographical implications[J]. Res Pop Ecol, 1998, 40(2): 189–204.
- [30] Misuzu A, Tohru N, Cheng J H, et al. Low genetic variability in an endangered population of fiddler crab *Uca arcuata* on Okinawajima Island: analysis of mitochondrial DNA[J]. Fish Sci, 2008, 74(2): 330–340.
- [31] Yoshiomi K, Takashi Y. Biogeography of the subspecies of *Parides (Byasa) alcinous* (Lepidoptera : Papilionidae) based on a phylogenetic analysis of mitochondrial ND5 sequences[J]. Syst Entomol, 2004, 29(1): 1–9.
- [32] Takehana Y, Jeon S R, Sakaizumi M, et al. Genetic structure of Korean wild populations of the medaka *Oryzias latipes* inferred from allozymic variation[J]. Zool Sci, 2004, 21(9): 977–988.
- [33] Liu J X, Gao T X, Wu S F, et al. Pleistocene isolation in the Northwestern Pacific marginal seas and limited dispersal in a marine fish, *Chelon haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845)[J]. Mol Ecol, 2007, 16(2): 275–288.
- [34] Zhang M M, Chen Y Y. Late mesozoic and tertiary ichthyofaunas from China and some puzzling patterns of distribution[J]. Vertebrata Palasiatica, 2000, 38(3): 161–175. [张弥曼, 陈宜瑜. 中国中生代晚期及第三纪鱼类区系中的若干分布格局问题[J]. 古脊椎动物学报, 2000, 38(3): 161–175.]
- [35] Jiang D B, Liang X Y. Attribution of East Asia climate at the last glacial maximum[J]. Quaternary Sciences, 2008, 28(3): 491–501. [姜大膀, 梁潇云. 末次盛冰期东亚气候的成因检测[J]. 第四纪研究, 2008, 28(3): 491–501.]
- [36] Wang I J, Bradburd G S. Isolation by environment[J]. Mol Ecol, 2014, 23(23): 5649–5662.
- [37] Zhang H X, Zhang M L. Genetic structure of the *Delphinium naviculare* species group tracks Pleistocene climatic oscillations in the Tianshan Mountains, arid Central Asia[J]. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecon, 2012, 353–355: 93–103.
- [38] Pujolar J M, Jacobsen M W, Als T D, et al. Assessing patterns of hybridization between North Atlantic eels using diagnostic single-nucleotide polymorphisms[J]. Heredity, 2014, 112(6): 627–637.
- [39] Wielgoss S, Gilabert A, Meyer A, et al. Introgressive hybridization and latitudinal admixture clines in North Atlantic eels[J]. BMC Evol Biol, 2014, 14(1): 61–78.

Morphological differences and genetic admixture in mitten crabs in the Tumenjiang River

KANG Wei, WU Lian, LIU Jinsheng, ZHANG Canyu, LIN Mingxue, WANG Jun, WANG Chenghui

Key Laboratory of Freshwater Aquatic Genetic Resources, Ministry of Agriculture; Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: The Tumenjiang River is an international river linking China, the Democratic People's Republic of Korea, and Russia. However, there has been little research into the mitten crab in this river. In this study, mitten crabs were sampled in the Tumenjiang River and their morphological traits were compared with other populations of Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) sampled in the Yellow River and Liaohe River and with the Japanese mitten crab (*Eriocheir japonicus*) collected on the Japanese mainland. Thirty-two morphological traits were examined with three kinds of multivariate analysis and a genetic cluster analysis. A discriminant analysis identified the lowest accuracy of discrimination among the Tumenjiang River crabs (83.30%). A principal components analysis revealed that the 12 largest differences in morphological traits in the Tumenjiang River population were between *E. sinensis* and *E. japonicus*. A traditional clustering analysis showed the smallest differences between the Tumenjiang River crabs and the Japanese crabs. The results of a genetic clustering analysis also revealed that 60% of the individual crabs in the Tumenjiang River clustered with *E. japonicus*, whereas only 10% of individuals clustered with *E. sinensis*, and the remaining 30% of individuals may have been an introgression type. These results indicate that the mitten crab population in the Tumenjiang River comprises overlapping distributions or a genetically mixed population of *E. sinensis* and *E. japonicus*, and that its morphological traits are closer to those of *E. japonicus* than to those of *E. sinensis*.

Key words: Tumenjiang River; mitten crab; morphological trait; multivariate analysis; admixture

Corresponding author: WANG Chenghui. E-mail: wangch@shou.edu.cn