

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2019.18407

西藏黑斑原鲃两个野生群体的形态差异

潘瑛子¹, 刘海平¹, 朱挺兵²

1. 西藏自治区农牧科学院水产科学研究所, 西藏 拉萨 850032;

2. 中国水产科学研究院长江水产研究所, 农业农村部淡水生物多样性保护重点实验室, 湖北 武汉 430223

摘要: 黑斑原鲃(*Glyptosternum maculatum*)是中国唯一的原鲃属鱼类, 在中国仅分布于西藏雅鲁藏布江。为了解黑斑原鲃两个野生群体间是否存在形态差异及差异分化的程度, 对雅鲁藏布江支流尼洋河及干流日喀则拉孜江段的样本进行了形态学测量, 共测量了 10 项常规可量性状和 19 项框架结构性状。结果表明, 独立样本 *T* 检验显示林芝群体与日喀则群体在外部形态特征上存在差异。主成分分析结果显示日喀则群体的形态特征多样性高于林芝群体, 两江段的黑斑原鲃只根据形态特征难以完全分开; 且形态差异呈现多元化现象, 所测性状不足以概括两个群体间的形态差异。差异检测结果显示两个群体的表现形态差异未达到亚种的水平。环境差异及生存压力的不同可能是导致两个群体形态差异分化的主要原因, 而之前群体间广泛的基因交流可能抑制了这种分化。

关键词: 黑斑原鲃; 形态差异; 环境差异; 生存压力; 基因交流

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2019)05-0823-11

黑斑原鲃(*Glyptosternum maculatum*)隶属于硬骨鱼纲(Osteichthyes)、鲇形目(Siluriformes)、鲃科(Sisoridae)、原鲃属, 藏语名为巴格里, 常被称做拉鲃或藏鲃, 是中国唯一的原鲃属鱼类, 仅分布于雅鲁藏布江流域中游地区^[1]。西藏位于青藏高原的西南部, 海拔较高, 纬度相对较低, 地质气候条件复杂。在高原特殊环境的影响下, 本地鱼类生长缓慢, 资源补充周期长, 对生境高度适应和依赖^[2]。对黑斑原鲃繁殖生物学的研究显示, 黑斑原鲃性成熟时间较晚, 雌性为 5 龄, 雄性为 7 龄^[3]; 且绝对生殖力较低, 平均(727±408)粒($n_{♀}=128$)^[4]。近些年来, 由于经济利益驱使下的过度捕捞、水电水利设施兴建引起的生境改变、人为活动对水环境的影响、外来鱼类入侵、栖息地被破坏等原因, 黑斑原鲃资源呈现出衰退趋势, 野外种群数量持续减少, 分布范围逐年缩小, 个体小型化现象明显^[5], 2015 年环境保护部和中国科学院联合编制的《中国生物多样性红色名录: 脊椎动物卷》^[6]将其列为了极危(CR)物种。

为了保护这一珍贵物种, 西藏自治区农牧科学院水产科学研究所从 2015 年起一直从事黑斑原鲃人工繁育研究, 对其胚胎发育时序及特征进行观察和记录, 发现胚胎具有双层卵膜的特殊结构^[7]; 并且观察到采自雅鲁藏布江干流日喀则江段的性成熟黑斑原鲃, 雌雄间的个体大小存在差异, 经实验证实了这种差异不仅体现在个体大小, 而且也体现在局部特征上^[8]。黑斑原鲃不同群体间是否也存在形态特征的差异? 这种差异到了何种程度, 又是由什么原因引起的? 本研究旨在探讨这些科学问题, 为黑斑原鲃的资源保护、良种选育等提供基础资料和科学依据。

1 材料与方法

1.1 样本来源

2007 年 5—7 月分别于雅鲁藏布江支流尼洋河流域的林芝市工布江达县巴河镇以及干流江段的日喀则市拉孜县进行黑斑原鲃样本搜集(采样

收稿日期: 2018-11-29; 修订日期: 2019-04-12.

基金项目: 农业部公益性行业(农业)科研专项(201403012); 西藏自治区重点研发及转化项目.

作者简介: 潘瑛子(1984–), 女, 助理研究员, 硕士, 专业方向为高原鱼类养殖与病害. E-mail: pyingzi_tibet@163.com

通信作者: 刘海平(1981–), 男, 研究员. E-mail: liuhapping@163.com

点见图 1), 两地海拔分别约为 3200 m 和 4100 m, 两个群体的样本数量分别为 30 尾和 34 尾。

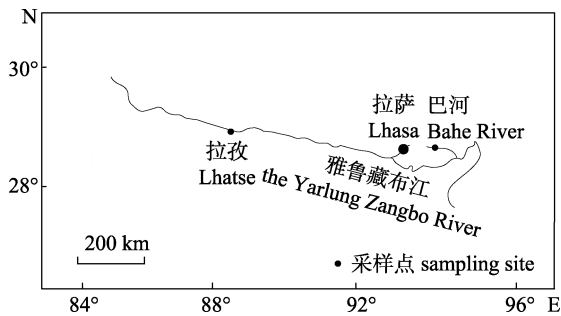


图 1 采样点示意图
Fig. 1 The schematic diagram of sampling locations in the Yarlung Zangbo River

1.2 数据测量

在实验室进行数据测量。测量了体长、体宽、体高、头长、吻长、眼后头长、眼间距、鼻间距、尾鳍长以及尾柄高这 10 项常规可量性状(图 2),

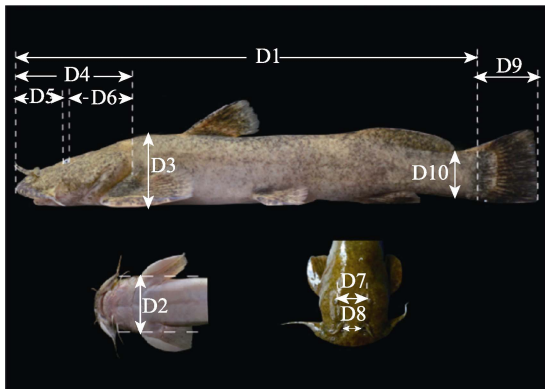


图 2 黑斑原鲃常规可量性状示意图
可量性状注释具体见表 1。
Fig. 2 The schematic diagram of morphological parameters of *Glyptosternum maculatum*
Annotations of the morphological parameters are shown in Tab.1.

并运用多变量形态度量学(multivariate morphometrics)的研究方法, 选取了 12 个解剖学位点, 测量了 19 项框架结构性状(图 3), 共计 29 个形态参数(表 1)。所有参数都是点与点之间的直线距离, 用圆规和直尺进行测量, 精确到 0.1 mm。

1.3 数据处理与分析

为消除黑斑原鲃样本的鱼体大小对各形态参数的影响, 将 D2~D29 与 D1 的比值用于形态参数差异比较及各项分析。使用独立样本 *T* 进行两个野生群体间的差异比较。用平均值±标准差($\bar{x} \pm SD$)表示描述性统计值, 差异显著性水平设置为 0.05。用主成分分析方法分析上述形态学数据。用差异系数(coefficient of difference, CD)检测两个黑斑原鲃群体的分化程度, 公式为: $CD = \frac{M1 - M2}{SD1 + SD2}$, 其中, *M1*、*M2* 分别为两个群体某一参数标准化后的平均值, *SD1*、*SD2* 分别为两个群体同一参数标准化后的标准差^[8]。用 Excel 2007、SPSS25 和 Past 进行统计、分析和绘图。

2 结果与分析

2.1 林芝群体与日喀则群体的形态差异比较

独立样本 *T* 检验结果显示, 林芝群体与日喀则群体间的体长和部分标准化后的数据存在明显差异, 日喀则群体的体长、眼间距/体长、尾鳍长/体长、D14/体长、D15/体长、D17/体长、D19/体长、D20/体长、D25/体长、D26/体长、D29/体长明显大于林芝群体($P < 0.05$); 林芝群体的体高/体长、眼后头长/体长、D11/体长、D23/体长、D24/体长明显大于日喀则群体($P < 0.05$), 其余形态参数差异不明显(表 2)。

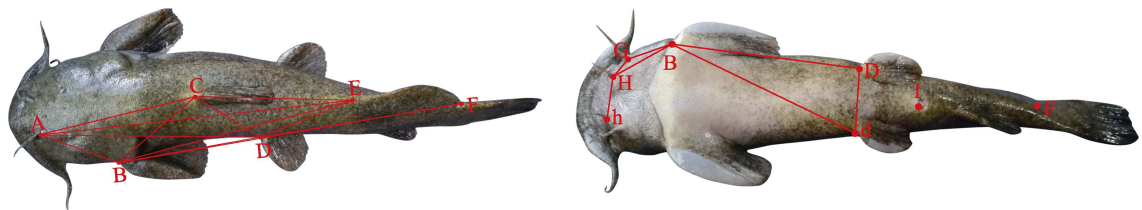


图 3 黑斑原鲃框架结构性状测量示意图
AB: D11; AC: D12; AD: D13; AE: D14; BC: D15; BD: D16; BE: D17; CD: D18; CE: D19; DE: D20; GH: D21; Hh: D22; GB: D23; HB: D24; Bd: D25; BF: D26; Dd: D27; DF(dF): D28; IF: D29. 可量性状注释见表 1。
Fig. 3 The schematic diagram of structural parameters of *Glyptosternum maculatum*
AB: D11; AC: D12; AD: D13; AE: D14; BC: D15; BD: D16; BE: D17; CD: D18; CE: D19; DE: D20; GH: D21; Hh: D22; GB: D23; HB: D24; Bd: D25; BF: D26; Dd: D27; DF(dF): D28; IF: D29.
Annotations of the morphological parameters are shown in Tab.1.

表 1 西藏黑斑原鲖形态参数及测量方法

Tab. 1 The methods for measuring morphological parameters of *Glyptosternum maculatum* in Tibet

代码 code	形态参数 morphological parameter	框架结构性状 structural character	代码 code	框架结构性状 structural character
D1	体长 total length	从吻端到尾椎终端的水平直线距离 horizontal rectilinear distance (hor. rd) between the end of the snout & the end of the caudal vertebrae		鼻须基部到胸鳍基部的距离
			D11	rd between the starting point of the nasal whisker & the starting point of the pectoral fin
D2	体宽 body width	身体最宽处的水平直线距离 hor. rd at the widest part of the body		鼻须基部到背鳍基部的距离
			D12	rd between the starting point of the nasal whisker & the starting point of the dorsal fin
D3	体高 body depth	从鱼体最高点至体侧腹面的垂直直线距离 vertical (ver.) rd between the highest point & ventral side of the body		鼻须基部到腹鳍基部的距离
			D13	rd between the starting point of the nasal whisker & the starting point of the pelvic fin
D4	头长 head length	从吻端至鳃盖骨后缘的水平直线距离 hor. rd between the end of the snout & the back edge of an operculum		鼻须基部到脂鳍基部的距离
			D14	rd between the starting point of the nasal whisker & the starting point of the adipose fin
D5	吻长 snout length	从吻端至眼眶前缘的水平直线距离 hor. rd between the end of the snout & the front edge of an orbit		胸鳍基部到背鳍基部的距离
			D15	rd between the starting point of the pectoral fin & the starting point of the dorsal fin
D6	眼后头长 postorbital head length	从眼眶后缘至鳃盖骨后缘的水平直线距离 hor. rd between the back edge of an orbit & the back edge of an operculum		胸鳍基部到同侧腹鳍基部的距离
			D16	rd between the starting point of the pectoral fin & the starting point of the ipsilateral pelvic fin
D7	眼间距 interorbital width	两眼眼眶间的水平直线距离 hor. rd between the orbits		胸鳍基部到脂鳍基部的距离
			D17	rd between the starting point of the pectoral fin & the starting point of the adipose fin
D8	鼻间距 nasal width	两鼻孔间的水平直线距离 hor. rd between the nostrils		背鳍基部到腹鳍基部的距离
			D18	rd between the starting point of the dorsal fin & the starting point of the pelvic fin
D9	尾鳍长 caudal fin length	从尾鳍基部最后一截尾椎骨后缘至尾鳍 末端的直线距离 rd between the starting point & end of the caudal fin at its base		背鳍基部到脂鳍基部的距离
			D19	rd between the starting point of the dorsal fin & the starting point of the adipose fin
D10	尾柄高 caudal peduncle depth	尾柄最低处的垂直直线距离 ver. rd between the lowest points of the caudal peduncle		腹鳍基部到脂鳍基部的距离
			D20	rd between the starting point of the pelvic fin & the starting point of the adipose fin
				外颌须基部到内颌须基部的距离
			D21	rd between the starting point of the external check barbel & the starting point of the internal check barbel
				两内颌须基部间的距离
			D22	rd between the internal check barbels
				外颌须基部到胸鳍基部的距离
			D23	rd between the starting point of the external check barbel & the starting point of the pectoral fin
				内颌须基部到胸鳍基部的距离
			D24	rd between the starting point of the internal check barbel & the starting point of the pectoral fin
				胸鳍基部到异侧腹鳍基部的距离
			D25	rd between the starting point of the pectoral fin & the starting point of the opposite pelvic fin
				胸鳍基部到脂鳍末端的距离
			D26	rd between the starting point of the pectoral fin & end of the adipose fin
				两腹鳍基部间的距离
			D27	rd between the pelvic fins
				腹鳍基部到脂鳍末端的距离
			D28	rd between the starting point of the pelvic fin & end of the adipose fin
				泄殖孔到脂鳍末端的距离
			D29	rd between the cloacal aperture & end of the adi- pose fin

表 2 林芝群体与日喀则群体形态参数差异比较
Tab. 2 Differences about morphological parameters of *Glyptosternum maculatum* between Nyingchi group and Shigatse group

形态参数 morphological parameter	林芝群体 Nyingchi group (n=30)	日喀则群体 Shigatse group (n=34)	独立样本 T 检验结果 independent-samples T test result
D1/mm	170.00±10.19 ^b (148.0–190.0)	200.35±46.06 ^a (125.0–297.0)	G1<G2
D2/D1	0.20±0.02	0.20±0.02	
D3/D1	0.18±0.02 ^a	0.15±0.02 ^b	G1>G2
D4/D1	0.26±0.02	0.27±0.02	
D5/D1	0.13±0.01	0.13±0.01	
D6/D1	0.15±0.01 ^a	0.14±0.01 ^b	G1 > G2
D7/D1	0.09±0.01 ^b	0.10±0.01 ^a	G1<G2
D8/D1	0.07±0.01	0.07±0.01	
D9/D1	0.18±0.02 ^b	0.19±0.01 ^a	G1<G2
D10/D1	0.10±0.01	0.10±0.01	
D11/D1	0.17±0.01 ^a	0.16±0.01 ^b	G1>G2
D12/D1	0.34±0.02	0.34±0.02	
D13/D1	0.50±0.01	0.50±0.02	
D14/D1	0.66±0.02 ^b	0.68±0.04 ^a	G1<G2
D15/D1	0.27±0.01 ^b	0.28±0.01 ^a	G1<G2
D16/D1	0.36±0.02	0.37±0.03	
D17/D1	0.55±0.02 ^b	0.58±0.03 ^a	G1<G2
D18/D1	0.23±0.01	0.23±0.02	
D19/D1	0.32±0.02 ^b	0.35±0.02 ^a	G1<G2
D20/D1	0.23±0.01 ^b	0.25±0.02 ^a	G1<G2
D21/D1	0.05±0.01	0.05±0.01	
D22/D1	0.09±0.01	0.09±0.01	
D23/D1	0.11±0.01 ^a	0.10±0.01 ^b	G1 > G2
D24/D1	0.14±0.01 ^a	0.13± 0.01 ^b	G1 > G2
D25/D1	0.40±0.02 ^b	0.42±0.02 ^a	G1<G2
D26/D1	0.79±0.02 ^b	0.80±0.03 ^a	G1<G2
D27/D1	0.15±0.01	0.15±0.01	
D28/D1	0.43±0.02	0.43±0.02	
D29/D1	0.29±0.02 ^b	0.30±0.02 ^a	G1<G2

注：同列数据上标不同表示组间存在显著差异(P<0.05)。G1 表示林芝群体，G2 表示日喀则群体。
Note: Values in each column with different superscripts are significantly different (P<0.05). G1 stands for Nyingchi group; G2 stands for Shigatse group.

2.2 林芝群体与日喀则群体形态的主成分分析

对林芝群体与日喀则群体的 29 个形态参数进行主成分分析，各主成分的载荷系数如表 3 所示。第一主成分贡献率约 21.50%，第二主成分贡献率约 14.37%，第三主成分贡献率约 8.77%；剩余 6 个主成分贡献率为 29.59%。

用林芝群体与日喀则群体的前 3 个主成分绘制主成分分析图(principal component analysis dia-

gram, PCA 图)，结果如图 4 所示，两个群体在主成分 1 与主成分 2 上基本是重合的，在主成分 1 与主成分 3 间绝大部分重合。

2.3 差异系数分析

取第一主成分中载荷系数最高的 D14/体长、D15/体长、D16/体长、D17/体长、D19/体长、D25/体长，第二主成分中载荷系数最高的 D11/体长，第三主成分中载荷系数最高的 D2/体长、D3/体长、

表 3 林芝群体与日喀则群体形态参数的因子载荷系数

Tab. 3 Factor loading about morphological parameters of *Glyptosternum maculatum* between Nyingchi group and Shigatse group

形态参数 morphological parameter	主成分 principle component								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
D1	0.568	0.182	-0.139	-0.217	-0.188	-0.206	-0.305	-0.387	-0.035
D2/D1	0.462	0.335	0.614	-0.102	0.048	0.042	-0.113	-0.25	0.042
D3/D1	-0.067	0.378	0.788	-0.022	0.15	-0.029	0.011	-0.091	0.02
D4/D1	0.367	0.315	-0.463	0.297	-0.009	0.074	0.147	-0.309	0.087
D5/D1	0.334	0.513	-0.246	-0.013	0.024	-0.154	-0.472	0.059	0.231
D6/D1	0.131	0.441	0.233	-0.047	-0.106	0.416	0.287	-0.163	0.44
D7/D1	0.555	0.079	-0.283	-0.194	0.254	0.393	0.031	-0.088	-0.274
D8/D1	0.457	0.484	-0.208	-0.216	0.276	0.186	-0.049	0.129	-0.238
D9/D1	0.496	0.123	-0.485	0.163	0.028	0.195	0.237	-0.034	-0.206
D10/D1	0.446	0.314	0.219	-0.052	0.311	0.324	-0.189	0.264	0.292
D11/D1	-0.232	0.726	-0.05	0.303	-0.115	-0.109	0.018	-0.01	0.035
D12/D1	0.495	0.48	0.031	0.315	0.066	-0.135	0.152	-0.16	-0.152
D13/D1	0.474	0.37	0.328	0.382	-0.417	-0.2	0.042	0.089	-0.188
D14/D1	0.789	-0.069	-0.001	-0.055	-0.217	-0.252	0.125	0.071	0.128
D15/D1	0.725	0.151	0.102	-0.092	0.227	-0.035	0.052	-0.198	-0.243
D16/D1	0.621	-0.191	0.307	0.293	-0.29	-0.02	-0.18	0.237	0.029
D17/D1	0.82	-0.314	0.051	0.093	-0.174	-0.1	0.045	0.111	0.137
D18/D1	0.15	-0.159	0.635	0.183	0.096	0.288	0.19	-0.088	-0.237
D19/D1	0.683	-0.388	-0.215	-0.097	-0.245	-0.036	0.312	0.178	0.18
D20/D1	0.59	-0.167	0.021	-0.348	0.098	-0.097	0.311	-0.037	0.336
D21/D1	0.177	0.398	0.035	-0.067	0.442	-0.135	0.026	0.656	-0.015
D22/D1	0.183	0.473	-0.257	0.276	0.245	-0.16	-0.248	-0.042	0.208
D23/D1	-0.529	0.466	-0.04	0.343	-0.155	0.002	0.165	0.191	-0.013
D24/D1	-0.224	0.494	-0.146	0.243	0.038	-0.054	0.478	0.074	0.021
D25/D1	0.602	-0.287	-0.078	0.221	-0.141	0.312	-0.129	0.153	-0.113
D26/D1	0.323	-0.571	0.068	0.486	0.203	-0.04	-0.213	0.107	-0.139
D27/D1	-0.137	-0.186	-0.112	0.375	-0.131	0.604	-0.171	0.026	0.235
D28/D1	-0.049	-0.433	-0.037	0.505	0.461	-0.1	-0.085	-0.342	0.217
D29/D1	0.142	-0.487	0.076	0.22	0.533	-0.282	0.289	-0.007	0.115
特征值 eigenvalue	6.234	4.168	2.542	1.856	1.65	1.419	1.335	1.256	1.066
贡献率/% contribution rate	21.497	14.373	8.765	6.398	5.691	4.893	4.605	4.33	3.675
累积贡献率/% accumulative contribution rate	21.497	35.87	44.635	51.034	56.724	61.617	66.222	70.552	74.227

注: 1-9 代表提取的 9 个主成分, 可反映原始变量的主要信息。
Note: 1-9 represent the nine principal components extracted and can reflect the main information of the original variables.

D18/体长, 共 10 项形态特征进行差异系数分析。结果如表 4 所示。

Mayr 等^[9]将差异系数的临界值定为 1.28, 用以判定某一物种地理群体间是否存在分化。林芝群体与日喀则群体主要形态特征的差异系数介于 0.07~0.85, 均小于临界值 1.28。

3 讨论

3.1 林芝群体与日喀则群体间的形态差异及分化程度

独立样本 *T* 检验显示, 林芝群体与日喀则群体在外部形态特征上存在差异, 日喀则群体的体

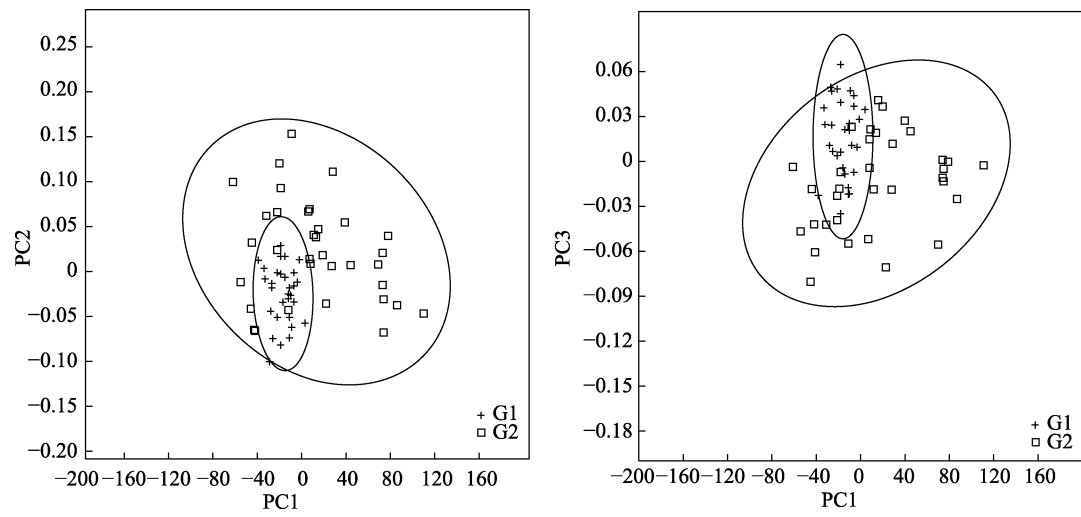


图 4 林芝群体与日喀则群体的前 3 个主成分分析图

Fig. 4 Principal component analysis diagrams of *Glyptosternum maculatum* between Nyingchi group and Shigatse group

表 4 林芝群体与日喀则群体的差异系数
Tab. 4 Different coefficients about morphological parameters of *Glyptosternum maculatum* between Nyingchi group and Shigatse group

形态参数 morphological parameter	差异系数 coefficient of difference
D2/D1	0.09
D3/D1	0.07
D11/D1	0.50
D14/D1	0.50
D15/D1	0.45
D16/D1	0.19
D17/D1	0.58
D18/D1	0.07
D19/D1	0.85
D25/D1	0.47

型更长,而林芝群体眼后头长更长,各须至胸鳍基部的距离更大,体高更高。主成分分析结果显示,日喀则群体的形态特征多样性高于林芝群体,两个群体光依靠形态特征难以完全区分开。前 3 个主成分贡献率较小,仅为 44.64%,反映出黑斑原鲃的形态差异呈多元化。前 9 个主成分累积贡献率为 74.22%,未达到 85%及以上,说明上述形态特征还不足以完全概括描述两个群体的形态差异。差异系数计算结果均小于临界值 1.28,表明两个群体的表观形态差异未达到亚种水平,仅限于群体间差异。综合上述分析结果,两个黑斑原鲃群体在外部形态上有差异,但不存在明显的群体分

化,并未出现亚种。对黑斑原鲃线粒体标记(Cyt *b* 基因和 D-loop 控制区序列)^[10]以及核基因标记(SSR 和 APLF)^[11]遗传多样性研究结果与此一致,说明分布在雅鲁藏布江支流尼洋河及干流日喀则江段的 2 个自然群体间无明显遗传差异,可视作同一种群。

3.2 林芝与日喀则群体间形态差异产生和分化的原因

诸多研究表明,鱼类在种群间^[12-44]和种群内部^[45]均存在着形态差异,黑斑原鲃亦如此,不仅繁殖群体中存在着明显的两性异形现象^[8],本研究也证实林芝与日喀则两个野生群体间存在形态差异。

研究者对引起鱼类不同群体间表观形态差异的原因进行了探讨。对唐鱼(*Tanichthys albonubes*)^[34]的研究显示,野生群体间虽无显著差异,但与养殖群体差异显著,推测原因为野生群体间生活距离相近,生态环境相似,而与人工养殖群体在水体环境、食物构成等方面的差异较大;对嘉陵江蛇鲃(*Saurogobio dabryi*)3 个群体^[17]、多鳞四指马鲈(*Eleutheronema rhadinum*)4 个地理群体^[26]、麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)8 个地理群体^[33]的研究结果也与此相同。对高原裸裂尻(*Schizopygopsis stoliczkai*)5 个地理种群^[43]头部轮廓形状差异的研究显示,河流型亚种和湖泊型亚种分别进化出了适应栖息地环境的头部形态特征。对新疆不同河流斑重唇鱼(*Diptychus maculates*)的研究发现,不同

水系的群体在形态特征上存在分化, 而相同水系的群体间分化不明显^[44](表 5)。综合各项研究结果, 鱼类为了更好地适应栖息地环境, 更加多样化地利用资源, 更优质地生存和繁衍, 逐渐朝着适应环境的方向进化, 形态特征发生了不同程度的变化, 可以认为, 环境差异可能是引起某种鱼类不同群体间形态差异的最直接原因。生活空间不同导致的绝对

地理隔绝, 或鱼类游动能力较弱、定居生活习性导致的相对地理隔绝(群体隔绝), 都会使群体被隔绝于独立或相对独立的生活环境中, 引起形态特征的适应性分化; 而当生活水域互相联通时, 不同流域或不同海拔高度分布的群体间由于繁殖、摄食、越冬等原因存在个体迁移, 保持着基因交流, 则会在一定程度上抑制形态特征的分化。

表 5 影响鱼类形态学特征分化的主要因素
Tab. 5 The main factors influencing the the differentiation of fish morphological characteristics

目 order	种 species	种群数 number of group	形态特征差异 differentiation on morphological characteristics	影响因素 influence factor			文献 来源 literature sources
				地理隔离 geographical isolation	地理距离 geographical distance	环境差异 environmental difference	
鲤形目 Cypriniformes	中华倒刺鲃 <i>Spinibarbus sinensi</i>	3	是 yes	√			[12]
	麦穗鱼 <i>Pseudorasbora parva</i>	3	是 yes	√		√	[16]
		8	是 yes			√	[33]
	蛇鲃 <i>Saurogobio dabryi</i>	3	是 yes			√	[17]
	鲃 <i>Megalobrama skolkovii</i>	3	是 yes	√			[25]
	细鳞斜颌鲴 <i>Plagiognathops microlepis</i>	3	是 yes	√		√	[31]
	唐鱼 <i>Tanichthys albonubes</i>	6	是 yes			√	[34]
	翘嘴红鲌 <i>Erythroculter ilishaeformis</i>	7	是 yes	√	√		[35]
	高原裸裂尻 <i>Schizopygopsis stoliczkai</i>	5	是 yes	√		√	[43]
鲇形目 Siluriformes	斑重唇鱼 <i>Diptychus maculatus</i>	3	是 yes	√		√	[44]
	黄颡鱼 <i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	9	是 yes	√		√	[30]
合鳃目 Synbranchiformes	大刺鲃 <i>Mastacembelus armatus</i>	7	是 yes	√	√	√	[18]
鲈形目 Perciformes	大眼鲈 <i>Siniperca kneri</i>	3	是 yes	√	√	√	[14]
	多鳞四指马鲈 <i>Eleutheronema rhadinum</i>	4	是 yes			√	[26]
	河川沙塘鳢 <i>Odontobutis potamophila</i>	4	是 yes	√		√	[40]
	七带石斑鱼 <i>Epinephelus septemfasciatus</i>	3	是 yes	√			[42]
鲑形目 Salmoniformes	大银鱼 <i>Protosalanx hyalocranius</i>	4	是 yes	√		√	[22]
文昌鱼目 Amphioxiformes	文昌鱼 <i>Branchiostoma belcheri</i>	3	是 yes	√			[41]

林芝群体生活于雅鲁藏布江五大支流之一的尼洋河, 海拔 3200 m, 全年水温 1.8~14.0℃^[4]; 日喀则群体生活于雅鲁藏布江干流拉孜江段, 海拔 4100 m, 全年水温 1.0~16.0℃, pH、悬浮物、硝氮、亚硝酸氮、六价铬、砷化物、Cu、化学耗氧量均高于尼洋河, 水质较差, 有富营养化趋势, 溶氧则低于尼洋河, 食物多样性也仅为尼洋河的一半^[4], 两个群体生活的地理环境存在较大差异。黑斑原鲌群体中适应环境的个体更有可能生存和繁殖,

并将其可遗传的特征留给后代, 而不适应环境的个体生存和繁殖的可能性变小, 在这种趋势下, 群体不断发生着变化以适应环境, 不同群体间的形态特征逐渐分化。因此, 环境差异可能是引起不同群体间形态特征分化的重要原因之一。此外, 尼洋河流域旅游资源丰富, 人口密集, 贯以“巴河鱼”称呼的黑斑原鲌是当地饮食的一大特色, 林芝群体面对的生境破坏及捕捞压力更加强烈, 受到的环境选择压力也更加巨大。鱼类通常会通过个

体变小、性成熟时间提前的方式来适应压力获得生存^[5]。有研究证实尼洋河黑斑原鲮雌雄两性最小性成熟个体的全长、体重及年龄均明显小于日喀则江段^[4]。这可能也是导致两个群体体型大小及局部形态特征产生分化的原因之一。然而,虽然生存环境显著不同,所受生存压力也不同,但两个群体间的形态分化并没有达到亚种水平,可能是由于黑斑原鲮曾广布于雅鲁藏布江的中游,各群体间一直保持着广泛的基因交流,抑制了形态差异的分化。

至今,距这一数据采集已有十余年,近几年来尼洋河流域的黑斑原鲮几乎难以捕到。为保护这一珍稀资源,一直未对黑斑原鲮野生群体形态特征分化程度进行连续观察和验证。近期公布的黑斑原鲮基因组序列^[46],为从遗传角度研究黑斑原鲮群体是否分化提供了便利,可为了解和保护黑斑原鲮提供有效信息。

参考文献:

- [1] Chu X L, Zheng B S, Dai D Y, et al. Chinese Zoology, Osteichthyes: *Siluriformes*[M]. Beijing: Science Press, 1999: 119-152. [褚新洛, 郑葆珊, 戴定远, 等. 中国动物志, 硬骨鱼纲: 鲇形目[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 119-152.]
- [2] Liu H P, Mou Z B, Cai B, et al. Coupling supply-side structural reform and technological innovation boosting the fishery resource conservation process in Tibet[J]. Journal of Lake Sciences, 2018, 30(1): 266-278. [刘海平, 牟振波, 蔡斌, 等. 供给侧改革与科技创新耦合助推西藏渔业资源养护[J]. 湖泊科学, 2018, 30(1): 266-278.]
- [3] Ding C Z, Chen Y F, He D K, et al. Reproductive biology of *Glyptosternon maculatum* in Yarlung Tsangpo River in Tibet, China[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2010, 34(4): 762-768. [丁城志, 陈毅峰, 何德奎, 等. 雅鲁藏布江黑斑原鲮繁殖生物学研究[J]. 水生生物学报, 2010, 34(4): 762-768.]
- [4] Li H J. Studies on the biology and group ecology of *Glyptosternon maculatum* (Regan) in the Brahmaputra River, China[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2008: 48-49. [李红敬. 黑斑原鲮个体生物学及种群生态研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2008: 48-49.]
- [5] Xie C X, Ma X F, Qin J H, et al. Studies on Biodiversity and Conservation Technology of *Glyptosternum maculatum* in Yarlung Zangbo River[M]. Beijing: Science Press, 2016. [谢从新, 马徐发, 覃剑晖, 等. 雅鲁藏布江黑斑原鲮的生物多样性及养护技术研究[M]. 北京: 科学出版社, 2016.]
- [6] Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China, Chinese Academy of Sciences. Redlist of China's Biodiversity-Vertebrate[R/OL]. 2015. http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201505/t20150525_302233.htm. [中华人民共和国环境保护部, 中国科学院. 中国生物多样性红色名录: 脊椎动物卷[R/OL]. 2015. http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201505/t20150525_302233.htm.]
- [7] Pan Y Z, Li B H, Kelsang G, et al. Embryonic development of *Glyptosternum maculatum* in Tibet[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(6): 1205-1215. [潘瑛子, 李宝海, 格桑加措, 等. 西藏黑斑原鲮胚胎发育观察[J]. 中国水产科学, 2018, 25(6): 1205-1215.]
- [8] Pan Y Z, Liu H P, Zhou J S, et al. Sexual dimorphism in sexually mature *Glyptosternum maculatum* in Tibet autonomous region, China[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2018, 42(6): 1203-1209. [潘瑛子, 刘海平, 周建设, 等. 西藏黑斑原鲮繁殖群体两性异形研究[J]. 水生生物学报, 2018, 42(6): 1203-1209.]
- [9] Mayr E, Linsley E G, Usinger R L. Methods and Principles of Systematic Zoology[M]. New York: McGraw-Hill, 1953.
- [10] Xue Q. Genetic diversity analysis of mitochondrial DNA sequences in *G. maculatum*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2005: 21-35. [薛芹. 黑斑原鲮线粒体 DNA 序列的遗传多样性分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2005: 21-35.]
- [11] Guo B Y. The analysis of genetic diversity and the development of microsatellite markers on *Glyptosternon maculatum* (Regan) in the Yarlung Zangbo River, China[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2009: 60-72. [郭宝英. 黑斑原鲮遗传多样性分析及微卫星标记的开发[D]. 武汉: 华中农业大学, 2009: 60-72.]
- [12] Ren L, Wu J M, Song W, et al. Morphological variation and discriminant analysis of *Spinibarbus sinensis* among Jialing River, Chishui River and Qingjiang River, the tributaries of Yangtze River[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2014, 21(5): 1029-1038. [任珑, 吴金明, 宋文, 等. 长江主要一级支流中华倒刺鲃形态差异比较[J]. 中国水产科学, 2014, 21(5): 1029-1038.]
- [13] Yang J S, Chen Y F. Multivariate morphometric analysis of genus *Parabotia* (Pisces, Cypriniformes, Cobitidae)[J]. Acta Zootaxonomica Sinica, 2004, 29(1): 10-16. [杨军山, 陈毅峰. 副沙鲮属的多变量形态分析[J]. 动物分类学报, 2004, 29(1): 10-16.]
- [14] Guo J K. Morphologic characters and genetic diversity among three wild populations of *Siniperca kneri*[D]. Guiyang: Guizhou University, 2016: 7-19. [郭健康. 大眼鲮 3 个野生群体的形态特征及遗传多样性研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2016: 7-19.]
- [15] Chen X W J, Guo J K, Yang Z, et al. Morphological differences among three wild populations of *Siniperca kneri* sampled from Guizhou Province[J]. Journal of Fishery Sciences

- of China, 2018, 25(1): 34-43. [陈薛伟杰, 郭健康, 杨志, 等. 贵州境内3个野生大眼鳊群体的形态差异[J]. 中国水产科学, 2018, 25(1): 34-43.]
- [16] Hu J Y, Yang L P, Zheng W J, et al. Morphological differentiation of *Pseudorasbora parva* among different geographical populations from Lixianjiang[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2018, 27(4): 603-610. [胡俊仪, 杨丽萍, 郑文佳, 等. 云南红河水系李仙江麦穗鱼不同地理居群的形态分化[J]. 上海海洋大学学报, 2018, 27(4): 603-610.]
- [17] Jiang C M. The differential comparison of biological characteristics of *Saurogobio dabryi* in the Jialing River[D]. Nanchong: China West Normal University, 2017: 8-20. [蒋朝明. 嘉陵江不同江段蛇鮈的生物学特征差异比较[D]. 南充: 西华师范大学, 2017: 8-20.]
- [18] Shu H, Jiang X L, Yang H Q, et al. Analysis of morphological variations among seven wild populations of *Mastacembelus armatus* in South China area[J]. Journal of Guangzhou University (Natural Science Edition), 2017, 16(3): 8-14. [舒琥, 江小路, 杨华强, 等. 华南地区7个大刺鲃野生群体的形态差异分析[J]. 广州大学学报(自然科学版), 2017, 16(3): 8-14.]
- [19] Zheng W J, Qin C B, Hu J Y, et al. Morphological difference of *Pseudorasbora parva* in Yunnan, Irrawaddy River[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2017, 44(2): 248-253. [郑文佳, 秦超彬, 胡俊仪, 等. 云南伊洛瓦底江外来种麦穗鱼的形态差异分析[J]. 安徽农业大学学报, 2017, 44(2): 248-253.]
- [20] Hou J L, Zhao Y X, Ren J G, et al. Morphological variations of six spotted sea bass (*Lateolabrax maculatus*) geographical populations along China coast[J]. Marine Fisheries, 2016, 38(5): 459-466. [侯吉伦, 赵雅贤, 任建功, 等. 中国沿海6个花鲈群体的形态差异分析[J]. 海洋渔业, 2016, 38(5): 459-466.]
- [21] Yang H R, Ouyang P H, Li G F, et al. Morphological differentiation among three wild populations of *Siniperca kneri* in Pearl River[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2016, 23(2): 447-457. [杨慧荣, 欧阳徘徊, 李桂峰, 等. 珠江流域3个野生大眼鳊群体的形态差异[J]. 中国水产科学, 2016, 23(2): 447-457.]
- [22] Zhou Y F, Xu D P, Fang D A, et al. Analysis of morphological variation among four geographic populations of *Protosalanx hyalocranius* in China[J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2016, 38(3): 54-61. [周彦锋, 徐东坡, 方弟安, 等. 大银鱼不同地理群体的形态差异与判别分析[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2016, 38(3): 54-61.]
- [23] Hu Y T, Yang S R, Li M Z, et al. Population differentiation of *Cultrichthys erythropterus* in Poyang Lake and Dongting Lake[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2015, 39(1): 13-23. [胡玉婷, 杨少荣, 黎明政, 等. 鄱阳湖及洞庭湖红鳍原鲌的群体分化研究[J]. 水生生物学报, 2015, 39(1): 13-23.]
- [24] Sun S M, An B S, Cai M C, et al. Analysis of morphological variation of different populations of fat greenling *Hexagrammos otakii*[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2015, 28(4): 6-11. [孙诗萌, 安百胜, 蔡明城, 等. 大泷六线鱼不同群体的形态差异分析[J]. 水产学杂志, 2015, 28(4): 6-11.]
- [25] Song W, Wang Y Z, Zhu D M, et al. Morphological variation and discriminant analysis of three geographical populations of freshwater bream *Megalobrama skolkovii*[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2013, 26(4): 1-7. [宋文, 王艺舟, 祝东梅, 等. 三个地理种群鲂的形态差异与判别分析[J]. 水产学杂志, 2013, 26(4): 1-7.]
- [26] Yang Y. Morphological differences and genetic variation of different geographical groups in *Eleutheronema rhadinum*[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2013: 11-19. [杨阳. 多鳞四指马鲛不同地理群体的形态差异及遗传变异研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2013: 11-19.]
- [27] Yang X, Zhou W, Li X, et al. Morphological differentiation of *Garra orientalis* (Cyprinidae) among different geographical populations[J]. Zoological Research, 2013, 34(5): 471-474. [杨熙, 周伟, 李旭, 等. 不同地理种群东方墨头鱼(*Garra orientalis*)的形态分化[J]. 动物学研究, 2013, 34(5): 471-474.]
- [28] Sen S, Jahageerdar S, Jaiswar A K, et al. Stock structure analysis of *Decapterus russelli* (Ruppell, 1830) from east and west coast of India using truss network analysis[J]. Fisheries Research, 2011, 112(1-2): 38-43.
- [29] Feng B, Cheng L M. Identifying *Leiognathus brevivirostris* stocks by geometric morphometrics[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2011, 20(5): 677-681. [冯波, 程罗妹. 几何形态学方法区分短吻鲷地方种群的研究[J]. 上海海洋大学学报, 2011, 20(5): 677-681.]
- [30] Xiao H. Comparison of morphological differentiation and analysis on the genetic diversity between different groups of *Pelteobagrus fulvidraco* in Jiangxi water area[D]. Nanchang: Nanchang University, 2011: 16-30. [肖慧. 江西水域不同群体黄颡鱼形态差异比较及遗传多样性分析[D]. 南昌: 南昌大学, 2011: 16-30.]
- [31] Qiao D L, Li S F. Morphological differences of three *Plagiognathops microlepis* populations[J]. Chinese Journal of Ecology, 2010, 29(12): 2425-2430. [乔德亮, 李思发. 细鳞斜颌鲷三个群体形态差异[J]. 生态学杂志, 2010, 29(12): 2425-2430.]
- [32] Shui B N, Sun X F, Han Z Q, et al. Morphological variation analysis among populations of Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* in the Yellow Sea and East China Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2009, 33(3): 445-451. [水柏年, 孙希福, 韩志强, 等. 黄海、东海蓝点马鲛群体

- 的形态特征分析[J]. 水产学报, 2009, 33(3): 445-451.]
- [33] Záhorská E, Kováč V, Falka I, et al. Morphological variability of the Asiatic cyprinid, topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva*, in its introduced European range[J]. Journal of Fish Biology, 2009, 74(1): 167-185.
- [34] Liu H S, Yi Z S, Liang J H, et al. Morphological variations between the wild population and hatchery stock of *Tanichtys albonubes*[J]. Journal of Jinan University (Natural Science Edition), 2008, 29(3): 295-299. [刘汉生, 易祖盛, 梁健宏, 等. 唐鱼野生种群和养殖群体的形态差异分析[J]. 暨南大学学报(自然科学版), 2008, 29(3): 295-299.]
- [35] Wang W, Chen L Q, Gu Z M, et al. Analysis of morphological variations among seven populations of *Erythroculter ilishaeformis*[J]. Freshwater Fisheries, 2007, 37(3): 40-44. [王伟, 陈立侨, 顾志敏, 等. 7个不同翘嘴红鲌群体的形态差异分析[J]. 淡水渔业, 2007, 37(3): 40-44.]
- [36] Zhao J, Zhu X P, Chen Y L, et al. Morphological variation of the ratmouth barbell *Ptychidio jordani* from different geographic populations in the Pearl River basin[J]. Acta Zoologica Sinica, 2007, 53(5): 921-927. [赵建, 朱新平, 陈永乐, 等. 珠江卷口鱼不同地理种群的形态变异[J]. 动物学报, 2007, 53(5): 921-927.]
- [37] Gorgonio R C, Faustino C R, Alejandro V R, et al. Morphometric variation of wild trout groups from northwestern Mexico (Pisces: Salmonidae)[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2003, 13(1): 91-110.
- [38] Mauro J C, Leandro R M, Paulo R D. Landmark-based morphometric analysis in selected species of serranid fishes (Perciformes: Teleostei)[J]. Zoological Studies, 1999, 38(3): 287-294.
- [39] Meyer A. Morphometrics and allometry in the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*: Alternative adaptations and ontogenetic changes in shape[J]. Journal of Zoology, 1990, 221(2): 237-260.
- [40] Ding Y D, Zang X, Zhang G S, et al. Analysis of morphological variations among four different geographic populations of *Odontobutis potamophila*[J]. Marine Fisheries, 2015, 37(1): 24-30. [丁严冬, 藏雪, 张国松, 等. 河川沙塘鳢4个不同地理群体的形态差异分析[J]. 海洋渔业, 2015, 37(1): 24-30.]
- [41] Yan L N, Zuo H K, Cao Y P. Divergence in Qinhuangdao, Qingdao and Xiamen geographical populations of amphioxus (*Branchiostoma belcheri* Gray) based on morphological characters analysis[J]. Zoological Research, 2005, 26(3): 311-316. [闫路娜, 左惠凯, 曹玉萍. 文昌鱼秦皇岛、青岛和厦门地理种群形态特征的分化[J]. 动物学研究, 2005, 26(3): 311-316.]
- [42] Wang X A, Ma A J, Chen C, et al. Morphological variation in two wild populations of sevenband grouper (*Epinephelus septemfasciatus*)[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2008, 39(6): 655-660. [王新安, 马爱军, 陈超, 等. 七带石斑鱼 (*Epinephelus septemfasciatus*)两个野生群体形态差异分析[J]. 海洋与湖沼, 2008, 39(6): 655-660.]
- [43] Wang H K Y, Tang Y T, Li G G, et al. Geometric morphometrics of the cephalic contour and its morphological variations among *Schizopygopsis stoliczkai* (Teleostei: Cyprinidae)[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2017, 41(1): 182-193. [王贺琨元, 汤永涛, 李国刚, 等. 高原裸裂尻鱼头部轮廓形状及其变异的几何形态测量分析[J]. 水生生物学报, 2017, 41(1): 182-193.]
- [44] Guo Y, Meng W, Liu J, et al. Comparison of morphological characters of *Diptychus maculates* in different rivers of Xinjiang[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2015, 2009, 22(3): 1-5. [郭炎, 孟玮, 刘建, 等. 新疆不同河流斑重唇鱼(*Diptychus maculates*)形态特征比较研究[J]. 水产学杂志, 2009, 22(3): 1-5.]
- [45] Somers K M. Multivariate allometry and removal of size with principal components analysis[J]. Systematic Zoology, 1986, 35(3): 359-368.
- [46] Liu H P, Liu Q Y, Chen Z Q, et al. Draft genome of *Glyptosternon maculatum*, an endemic fish from Tibet Plateau[J]. GigaScience, 2018, 7(9): 1-7.

Morphological variations between two wild groups of *Glyptosternum maculatum* in Tibet

PAN Yingzi¹, LIU Haiping¹, ZHU Tingbing²

1. Institute of Fishery Sciences, Tibet Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Lhasa 850032, China;

2. Key Laboratory of Freshwater Biodiversity Conservation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, China

Abstract: *Glyptosternum maculatum* is the only endemic fish that belongs to *Glyptosternum* in China. It is only distributed in the Yarlung Zangbo River in Tibet. To determine the existence of morphological variations and the degree of differentiation between two wild groups, fish from the Nyang River, a tributary of the Yarlung Zangbo River and Shigatse river section, a main stream, were evaluated. Here, 10 morphological parameters and 19 structural parameters were assessed. The results were as follows: the independent sample *t*-test revealed differences in external morphological characteristics between the Nyingchi and Shigatse groups. Principal component analysis revealed that the diversity of morphological characteristics in the Shigatse group was higher than that in the Nyingchi group, and it was difficult to completely separate the two groups based on morphological characteristics alone. Moreover, the morphological differences in the Shigatse group were diverse, and the measured traits were insufficient to summarize the morphological differences between the two groups. The difference coefficient showed that the apparent morphological differences between the two groups did not reach the subspecies level. Environmental differences and different survival pressures may be the main causes of morphological differentiation between the two groups, which may have been inhibited by extensive gene exchange between previous groups.

Key words: *Glyptosternum maculatum*; morphological variations; environmental difference; survival pressure; gene exchange

Corresponding author: LIU Haiping. E-mail: liuhapping@163.com