

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2013.00157

额尔齐斯河 2 种类型雌性银鲫的形态特征及 D-loop 基因序列比较

马波¹, 霍堂斌¹, 李喆¹, 蔡林钢², 阿达可白克·可尔江², 姜作发¹

1. 中国水产科学研究院 黑龙江水产研究所, 农业部黑龙江流域渔业资源环境科学观测实验站 哈尔滨 150070;

2. 新疆维吾尔自治区水产科学研究所, 新疆 乌鲁木齐 830000

摘要: 2008 年 5 月调查发现, 在额尔齐斯河主河道(185 团)的雌性银鲫(*Carassius auratus gibelio*)群体中存在 2 种形态类型, 按照体长比体高的形态学性状区分, 分别为高背型(1.78~2.14)和低背型(2.18~2.39)。形态学分析表明, 高背型和低背型的侧线鳞分别为 31 和 30, 侧线上(下)鳞为分别 7 和 6, 两者在体高、头高、尾柄高、体宽、头宽等性状上存在显著差异($P < 0.01$), 高背型比低背型具有明显的体型优势。生长特性分析表明, 在相同体长或年龄的雌性群体中, 高背型的平均体质量约为低背型的 1.3~1.9 倍, 而表现出更为优越的生长性能。线粒体控制区序列分析表明, 高背型和低背型群体各自独享 1 个单倍型(分别为 EG1 和 ED1), 为 2 个不同的遗传谱系类群, 遗传分化仅为 0.004, 远低于属内种间的 0.020~0.045, 两者尚属群体内变异; 在分子系统关系中, 高背型和低背型分别与方正银鲫的 2 个单倍型(FZ1 和 FZ13)共享并聚为单系, 推测额尔齐斯河银鲫源自于黑龙江(方正银鲫)。与国内其他地方群体或品种比较表明, 额尔齐斯河 2 种类型雌性银鲫, 特别是高背型具有更为突出的生长优势, 可作为优良的开发养殖品种和更具潜力的鱼类育种材料。

关键词: 银鲫; 形态学特征; D-loop 基因; 额尔齐斯河

中图分类号: S917.4

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2013)01-0157-09

鲫属(*Carassius*)在中国有 2 个种, 为黑鲫(*C. carassius*)和鲫(*C. auratus*), 鲫又分普通鲫(*C. a. auratus*)和银鲫(*C. a. gibelio*) 2 个亚种^[1], 银鲫在中国主要分布于黑龙江和额尔齐斯河等水系^[1-3]。2008 年 5 月笔者调查发现, 在额尔齐斯河干流 185 团河段的银鲫群体中存在 2 种形态类型, 其中 1 种类型群体的侧线鳞为 31, 侧线上、下鳞均为 7, 体长为体高的 1.78~2.14 倍, 称之为高背型银鲫(high-dorsal silver crucian carp); 另 1 种类型群体的侧线鳞为 30, 侧线上、下鳞均为 6, 体长为体高的 2.18~2.39 倍, 称之为低背型银鲫(low-dorsal silver crucian carp)。李思忠^[3]调查额尔齐斯河水系的哈巴河、阿勒泰、福海等地的银鲫体长为体高的 1.8~2.79 倍, 但未提到银鲫具高背和低背 2 种

类型之分。任幕莲等^[4]调查额尔齐斯河干流(185 团)的银鲫, 体长为体高的 1.98~2.45 倍, 也未提出存在高背和低背 2 种类型的情况, 并将分布于额尔齐斯河水系的银鲫归为同一银鲫亚种。根据沈俊宝^[5]的调查数据, 分布于黑龙江水系的银鲫体长为体高的 2.35~2.60 倍, 虽然不同水域中银鲫的形态有差异^[5-6], 但同一水域中并没有高背型和低背型之分。在滇池存在所谓的高背型鲫(体长为体高的 2.03~2.49 倍)^[7], 但与额尔齐斯河的低背型银鲫体型相似。同时对比江西彭泽鲫(体长为体高的 2.0~2.93 倍)^[8-9]、河南淇河鲫(体长为体高平均 2.91 倍)^[9]等中国其他主要地方种群, 额尔齐斯河高背型银鲫具有明显的体型优势。

鲫的体型指标(如体长、体高、体厚等)可对其

收稿日期: 2012-03-27; 修订日期: 2012-07-04.

基金项目: 环境保护部“全国生物物种资源联合执法检查 and 调查”项目(物种 08-二-9).

作者简介: 马波(1974-), 男, 副研究员, 主要从事鱼类资源与分子生态学研究. E-mail: hsymb@hotmail.com

通信作者: 姜作发, 研究员. E-mail: jzffish@163.com

生长性能产生影响^[5], 而体型指标与遗传特性有关^[10-12], 额尔齐斯河主河道同域分布的 2 种类型银鲫体型上存在明显差异, 也可能因为二者在遗传特性上存在差异。孟玮等^[13]最近的研究显示, 在额尔齐斯河干流与附属支流, 银鲫的不同地理群体间存在形态学差异, 但未明确提出额尔齐斯河的银鲫群体中存在高背和低背 2 种形态类型。关于 2 种类型银鲫亲缘关系的研究亦未见报道。线粒体 DNA 控制区基因序列是研究鱼类起源演化、系统发生和种内遗传分化的有效分子标记, 在银鲫的研究中得到了广泛应用^[14-17]。因此, 本研究拟在比较额尔齐斯河主河道 2 种类型银鲫的形态学和生长性能差异的基础上, 利用线粒体控制区基因序列进一步分析 2 种类型银鲫的亲缘关系及起源演化, 以期为保护和利用额尔齐斯河银鲫优良的种质资源提供理论依据。

1 材料与方法

2008 年 5 月, 在额尔齐斯河主河道 185 团河段(经度 85° 33', 纬度 48° 1')采捕银鲫, 使用小拉网捕捞作业, 网目 8 cm。按照鲫属的分类学形态特征进行物种鉴定^[1-3], 形态测量与生长特性分析方法参照《内陆渔业自然资源调查手册》^[18], 形态学指标及样本数见表 1 和表 2, 依据鱼体背部鳞片上的年轮鉴定年龄^[5], 检测群体性别与性腺发育。数据统计分析使用 Excel 2003、SAS 软件。

取鳍条组织, 置于无水乙醇中保存带回实验室。银鲫总 DNA 利用 UNIQ-10 柱式 DNA 抽提试剂盒提取。扩增线粒体 DNA 控制区序列的引物序列为 CR1 和 DH2^[14]。PCR 反应体系为 10×buffer 5 μ L, 25 mmol/L 的 $MgCl_2$ 3 μ L, 10 mmol/L 的 dNTPs 1 μ L, 10 mmol/L 的引物各 2 μ L, *Taq* 酶 2.0 U, 以及 100 ng/ μ L 的 DNA 模板 1 μ L, 加双蒸水至 50 μ L。PCR 反应条件为: 94℃预变性 3 min; 然后 94℃变性 45 s, 54℃退火 45 s 和 72℃延伸 45 s, 共 30 个循环, 最后 72℃延伸 8 min。扩增产物经琼脂糖凝胶电泳后用柱式 DNA 回收试剂盒回收, PCR 产物经纯化后, 送至上海生工生物工程技术

服务有限公司进行测序, 测序用引物为扩增引物。

利用 Clustal X 软件对测定的序列进行对位排列, 用 DnaSP 4.10 软件进行单倍型分析, 利用 Mega 3.1 软件中双参数法计算遗传距离。选择鲫、白鲫(*C. a. cuvieri*)、关东鲫(*C. a. langsdorfii*)等近缘种, 以鲤(*Cyprinus carpio*)作外群(表 3), 使用邻接法(NJ)构建系统树。

2 结果与分析

2.1 形态特征比较

经形态学鉴定, 本研究所采集的标本符合银鲫的分类学特征。在所统计的 23 尾高背型个体中仅发现 1 尾雄性, 其余为雌性; 22 尾低背型个体均为雌性, 未发现雄性, 整个群体的雌雄比例为 1 : 0.02。对雌性个体解剖观察, 额尔齐斯河 2 种类型银鲫性腺已达 IV 期, 为当年即将参加产卵繁殖群体, 外部形态特征如图 1 所示。由于银鲫群体中雄性样本很少(仅 1 尾), 为了便于比较分析, 本研究中所用样本均为雌性。



图 1 额尔齐斯河主河道中的高背型和低背型 2 种形态类型雌性银鲫

Fig. 1 Two types of *Carassius auratus gibelio* in the main Irtysh Rive which are high and low dorsal

2 种类型雌性银鲫的外观形态差别明显, 与低背型相比, 高背型的头后部明显隆起, 背部高, 尾柄高, 整个躯体明显宽阔。主要的可数和可比性状统计见表 2。在可数性状中, 2 种类型银鲫的

主要差别在于鳞片的数目,高背型的侧线鳞比低背型多 1 枚,体背部和尾柄部的侧线上、下鳞均比低背型多 1 枚。在可比性状中,高背型在头高、体高、尾柄高和体宽、头宽等能代表体型高度和宽度的形态特征上均显著高于低背型而表现出明显的体型上的优势。同时,吻长、眼后头长、眼径、背鳍基长等比例性状也差异显著($P<0.05$)。根据 Mayr 差异系数^[19]计算,两者体长比体高的差

异系数为 1.5,高于亚种划分的临界值 1.28。

2.2 生长特性比较

对 2 种类型雌性银鲫的群体进行生长特性比较,高背型的关系式为 $W_{EG} = 0.0544L^{2.9459}$ ($R^2 = 0.9213$),低背型的关系式为 $W_{ED} = 0.0296L^{3.0753}$ ($R^2=0.9225$),2 种类型银鲫的体长与体质量关系图如图 2 所示。高背型银鲫的体长与体质量的关系曲线明显在低背型银鲫之上,即在体长相同的

表 1 额尔齐斯河主河道 2 种类型雌性银鲫的形态学特征比较
Tab. 1 Morphological comparison between two types of female *Carassius auratus gibelio* in the main Irtysh Rive

n=22

性状 characteristic	高背型 high-dorsal	低背型 low-dorsal
可数性状 counts		
侧线鳞 lateral lines scales	31	30
体前部侧线上(下)鳞 scales above (or below) lateral lines in front of body	7	6
尾柄部侧线上(下)鳞 scales above (or below) lateral lines in caudal peduncle	3	2
背鳍 dorsal fin rays	V-18-19	IV-V-17-19
臀鳍 anal fin rays	iii-6	iii-6
胸鳍 pectoral fin rays	I-16-17	I-15-17
腹鳍 pelvic fin rays	i-8	i-8
鳃耙 number of gill rakers	52-55	53-57
可比性状 measurements		
体长 body length/cm	23.02–32.55(26.06±1.63)	22.09–28.46(25.53±1.30)
/体高 body depth**	1.78–2.14(1.96±0.09)	2.18–2.39(2.26±0.06)
/体宽 body width**	4.33–5.64(4.86±0.36)	4.78–5.89(5.18±0.31)
/头长 head length	3.30–3.75(3.59±0.13)	3.40–3.82(3.64±0.09)
/头高 head depth**	3.32–3.85(3.59±0.15)	3.68–4.12(3.82±0.12)
/头宽 head width**	5.32–6.14(5.62±0.28)	5.02–5.47(5.26±0.12)
/吻长 snout length**	11.03–13.82(12.46±1.14)	12.92–16.38(14.51±1.08)
/眼后头长 postorbital length*	6.04–7.18(6.83±0.27)	6.56–7.25(7.03±0.24)
/背鳍前距 predorsal length	1.86–2.34(2.14±0.13)	2.02–2.31(2.16±0.08)
/背鳍基长 dorsal fin root length**	2.38–2.68(2.53±0.10)	2.56–2.83(2.70±0.08)
/尾柄长 caudal peduncle length	5.96–7.52(6.77±0.46)	5.91–7.09(6.56±0.38)
/尾柄高 caudal peduncle depth**	5.00–5.84(5.48±0.26)	5.81–6.58(6.13±0.19)
头长 head length		
/头高 head depth	0.96–1.14(1.00±0.02)	0.99–1.11(1.05±0.03)
/头宽 head width**	1.44–1.68(1.57±0.07)	1.36–1.52(1.45±0.04)
/吻长 snout length*	3.22–4.42(3.74±0.33)	3.40–4.56(3.99±0.34)
/眼径 eye diameter*	4.21–5.19(4.66±0.31)	4.14–4.87(4.46±0.17)
/眼间距 interorbital width	2.35–3.17(2.59±0.28)	2.25–2.95(2.45±0.14)
/眼后头长 postorbital length	1.81–2.04(1.93±0.06)	1.80–2.02(1.92±0.04)

注: “*” 表示差异显著($P<0.05$), “**” 表示差异极显著($P<0.01$). 括号内数字为 $\bar{x} \pm SD$.
Note: * donates significantly different ($P<0.05$), ** donates highly significantly different ($P<0.01$). Figures in the bracket are $\bar{x} \pm SD$.

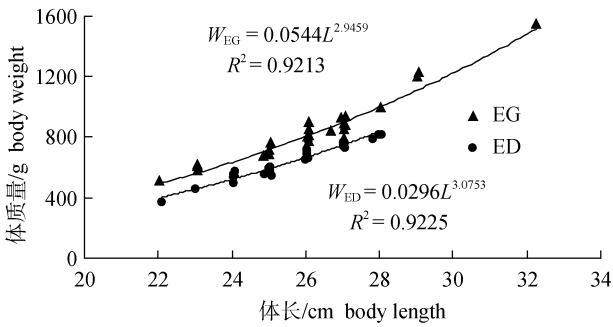


图 2 额尔齐斯河主河道高背型和低背型雌性银鲫的体长与体质量关系

Fig. 2 Relationship of body length and body weight of high-dorsal (EG) and low-dorsal (ED) female *Carassius auratus* in the main Irtysh Rive

群体中，高背型的体质量显著高于低背型。2 种类型雌性银鲫的年龄与体长、体质量的关系如表 3 所示，在同龄时的群体中，高背型的平均体长和体质量均显著大于低背型，并表现出随年龄的增加而差距增大的趋势，高背型的平均体质量约为低背型的 1.3~1.9 倍，即额尔齐斯河主河道的高背型雌性银鲫比低背型具有更优越的生长性能。

2.3 线粒体 DNA 控制区序列分析

经测序比对后，额尔齐斯河银鲫的线粒体

DNA 控制区基因全序列长度为 923~924 bp，A+T 和 C+G 含量分别为 65.8%和 34.2 %。在所有的 32 个样本中共检测到 4 个可变异位点，定义了 2 个单倍型，为 EG1 和 ED1。其中，15 尾高背型银鲫个体独享单倍型 EG1，17 尾低背型银鲫个体独享单倍型 ED1(表 3)。

高背型和低背型银鲫与属内其他种的 Kimura 2-parameter 遗传距离见表 4。高背型和低背型的遗传距离仅为 0.004，高背型 EG1 与方正银鲫单倍型 FZ1 的遗传距离为 0，即单倍型 EG1 与 FZ1 属于同 1 种单倍型；低背型 ED1 与方正银鲫单倍型 FZ13 及捷克银鲫单倍型 HT1 的遗传距离为 0，即单倍型 ED1 与 FZ13、HT1 属于同 1 种单倍型。与方正银鲫、鲫、白鲫、关东鲫等种间遗传距离 (0.020~0.045)相比，额尔齐斯河 2 种类型银鲫与方正银鲫及捷克银鲫具最近的亲缘关系，应属于种内变异。

用 Mega 3.1 软件的邻接法(NJ)构建系统进化树(图 3)，高背型和低背型银鲫的 2 种单倍型(EG1 和 ED1)和方正银鲫、捷克银鲫聚为单系，在进化

表 2 额尔齐斯河主河道 2 种雌性银鲫的年龄、体长与体质量

Tab. 2 Comparison of age, body length and body weight of two types of female *Carassius auratus gibelio* in the main IrtySh River

年龄 age	体长/cm body length		体质量/g body weight	
	高背型 high-dorsal	低背型 low-dorsal	高背型 high-dorsal	低背型 low-dorsal
2 ⁺	23.0~27.1(25.9±1.0)(n=9)	23.3~26.1(24.7±1.2)(n=6)	516~969(768.5±79.8)(n=9)	368~696(586±85.9)(n=6)
3 ⁺	26.0~29.1(28.2±1.0)(n=12)	24.1~27.1(26.5±0.8)(n=14)	763~1 286(986±131.0)(n=12)	454~878(648±81.4)(n=14)
4 ⁺	32.3(n=1)	27.1~29.0(28.0±1.0)(n=2)	1 560(n=1)	726~970(848±122.3)(n=2)

表 3 样本的名称、来源、样本数及单倍型

Tab. 3 Scientific name, localities and size of samples and haplotypes

种名 species	样品来源 sample localities	样本数量 sample no.	单倍型 haplotype	GenBank 序列号 access. no.
银鲫 <i>Carassius auratus gibelio</i>	额尔齐斯河,185 团 IrtySh River, 185 regimental ¹	15	EG1	EF633617
	额尔齐斯河,185 团 IrtySh River, 185 regimental ²	17	ED1	EF633627
	黑龙江, 方正县 Heilongjiang, Fangzeng	1	FZ1	EF633617
	黑龙江, 方正县 Heilongjiang, Fangzeng	1	FZ13	EF633627
	捷克共和国 Czech Republic	1	HT1	AJ388413
鲫 <i>C. a. auratus</i>		1		EU697145
白鲫 <i>C. a. cuvieri</i>		1		AY786075
关东鲫 <i>C. a. langsdorfii</i>		1		AB012094
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>		1		NC018037

注: 1 表示高背型银鲫, 2 表示低背型银鲫.
Note: “1” high-dorsal gibel crucian carp, “2” low-dorsal gibel crucian carp.

表 4 高背型和低背型银鲫与属内其他种基于线粒体控制区序列的 Kimura 2-parameter 遗传距离
Tab. 4 Kimura 2-parameter distance on mitochondrial control region sequences

单倍型 haplotype	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1 额尔齐斯河高背型银鲫 EG1 high-dorsal <i>C. a. gibelio</i> from Irtysh River									
2 额尔齐斯河低背型银鲫 ED1 low-dorsal <i>C. a. gibelio</i> from Irtysh River	0.004								
3 方正银鲫 FZ1 <i>C. a. gibelio</i> from Fangzheng in Heilongjiang River	0	0.004							
4 方正银鲫 FZ13 <i>C. a. gibelio</i> from Fangzheng in Heilongjiang River	0.004	0	0.004						
5 捷克银鲫 HT1 <i>C. a. gibelio</i> from Czech Republic	0.004	0	0.004	0					
6 鲫 <i>C. a. auratus</i>	0.026	0.028	0.026	0.028	0.028				
7 白鲫 <i>C. a. cuvieri</i>	0.021	0.023	0.021	0.023	0.023	0.020			
8 关东鲫 <i>C. a. langsdorfii</i>	0.045	0.043	0.045	0.043	0.043	0.044	0.037		
9 鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	0.133	0.133	0.133	0.133	0.133	0.129	0.133	0.125	

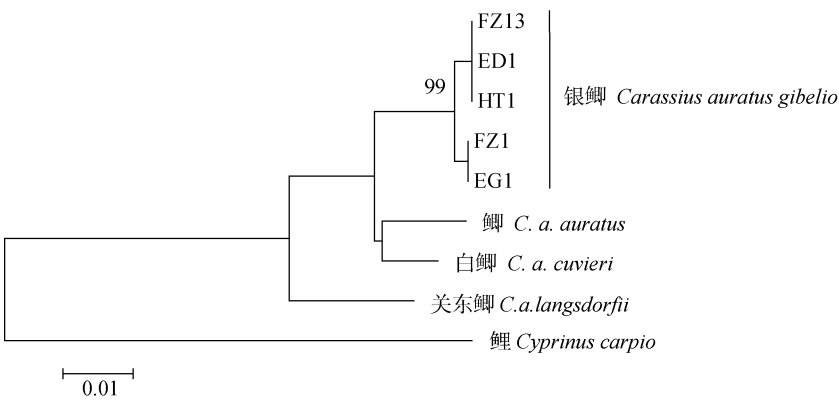


图 3 高背型和低背型银鲫与属内其他种基于线粒体控制区序列构建的 NJ 树
银鲫各单倍型代码解释见表 3。节点处的数字为 1 000 次 bootstrap 检验的支持率。

Fig. 3 Neighbor-joining tree on mitochondrial control region sequence
Codes for 5 haplotypes are shown in table 2. Numbers at nodes are percent recovery in bootstrap analysis (1 000 replicates).

树中得到了很高的支持(自展值为 99%), 表明额尔齐斯河、黑龙江和捷克等不同地理种群银鲫属同种。其中, 高背型 EG1 与方正银鲫 FZ1 聚为一支, 低背型 ED1 与方正银鲫 FZ13 及捷克银鲫 HT1 聚为另一支。在其他分支中, 银鲫先与鲫和白鲫相聚, 再与关东鲫相聚, 最后与鲤相聚。

3 讨论

3.1 额尔齐斯河 2 种类型雌性银鲫的形态学差异
按照银鲫的体长与体高的可比性状, 任幕莲等^[4]调查额尔齐斯河主河道(185 团)的银鲫(雌性)为 1.98~2.45, 与本研究的结果相似(1.78~2.39), 而在其他附属水域(水库)为 2.07~2.62, 吉力湖的银鲫为 1.97~2.32^[20], 李思忠^[3]调查哈巴河、阿勒

泰等地银鲫为 1.89~2.79; 按照侧线鳞的可数性状, 任幕莲调查额尔齐斯河主河道银鲫侧线鳞 28~31, 侧线上、下鳞分别为 5~6 和 5~8, 其他附属水域侧线为 28~33, 侧线上、下鳞分别为 5~7 和 6~7^[3], 但以上研究未明确提出额尔齐斯河流域的银鲫群体中是否具有不同的形态类型。本研究显示, 在额尔齐斯河主河道的雌性银鲫群体中分布着高背和低背 2 种类型, 形态学特征具有显著而稳定的差异, 主要表现在体长比体高分别为 1.79~2.14 和 2.18~2.39, 侧线鳞分别为 31 和 30, 特别是在体前部和尾柄部的侧线上、下鳞总数, 高背型均比低背型多 2 枚, 这在先前的研究中也未提到过, 即在体型高度上, 高背型显著优于低背型。对比以上研究, 在额尔齐斯河及其附属水

体的银鲫群体中存在着比较复杂的形态类型,不同水域的银鲫形态学特征差异较大。但本研究证实,至少在额尔齐斯河主河道的雌性银鲫繁殖群体中存在形态特征差异显著的高背和低背 2 种类型,参照先前的研究,在其他附属水域也可能存在这种情况。由于本研究仅调查了额尔齐斯河主河道的银鲫群体,而其他水域的银鲫是否存在多种形态类型还须要进一步研究。

3.2 额尔齐斯河 2 种类型银鲫的遗传分化及分类学地位

哈萨克斯塔境内 Mikhailovski 湖中的银鲫具有独特的形态学特征(侧线上鳞数 5, 鳃耙数 33 ~ 41)和遗传学特性(特有单倍型 MCG-Kazak), 具有划分亚种的可能^[15], 日本 Kasumigaura 湖中分布着形态特征和遗传特性具有显著差异的 2 种 *C. a. langsdorfii*, 推测可能为多重起源, 并提出亚种分化的可能^[21]。本研究中, 虽然额尔齐斯河主河道 2 种类型银鲫的形态学特征差异显著, 特别是体长与体高比的差异系数为 1.5, 已高于亚种划分的临界值 1.28, 但基于线粒体 DNA 控制区基因序列分析显示, 两者各享 1 种单倍型(高背型为 EG1, 低背型为 ED1), 亲缘关系很近, 遗传分化仅为 0.004, 远低于银鲫与其他种间的分化(0.020~0.045), 且在系统进化树中与方正银鲫和捷克银鲫聚为单系(图 3), 遗传分化仅为 0~0.004, 即额尔齐斯河 2 种类型银鲫在遗传特性上尚属种内变异。基于以上遗传学研究, 可以确认额尔齐斯河 2 种形态类型的银鲫应属同一种, 并无亚种分化, 但仍属于 2 个不同的遗传谱系类群, 各自的单倍型可作为区分和鉴别 2 种类型银鲫的遗传学分子标记。

3.3 额尔齐斯河 2 种类型银鲫的起源与演化

银鲫为三倍体并具有天然雌核发育和两性繁殖特性^[5, 22-25], 在许多水域中存在三倍体银鲫和二倍体鲫^[5, 26], 并认为三倍体鲫可能是由二倍体鲫种内杂交或自身多倍化而形成。文献记载在额尔齐斯河水系仅有银鲫而没有普通鲫分布^[3-4], 经鉴定额尔齐斯河的 4 个地理种群均为三倍体银鲫^[27], 本研究在额尔齐斯河主河道中也未发现有

普通鲫, 银鲫的雌雄比为 1 : 0.02, 符合银鲫种群的性别组成特征^[28-29]。因此, 额尔齐斯河银鲫应为自然土著种群, 且没有普通鲫同域分布, 应该不是本地起源。周秋白等^[30]调查伊犁河鲫群体中也仅有三倍体银鲫, 缺乏二倍体鲫, 推测这可能是经过多次历史事件演化而形成的, 而额尔齐斯河银鲫也可能经历了类似的演化过程。

利用遗传特性可以推测银鲫的地理起源, 哈萨克斯坦的银鲫单倍型被确定来自于中国和阿穆尔河(黑龙江)^[17]; 瑞典、波兰、爱沙尼亚等欧洲国家的银鲫被认为来自于东亚地区(中国、日本)^[31], 捷克 Morava 河银鲫的单倍型属于 *C. a. langsdorfii*, 应是从日本引入^[16]; 基于 RAPD 和 SCAR 分子标记分析彭泽鲫应该来源于黑龙江的银鲫^[32-33]; 根据 NORs 数目和形态不同, 推测滇池高背鲫不是方正银鲫^[25], 可能为独立起源^[34]。本研究基于线粒体控制区基因序列分析结果显示, 额尔齐斯河银鲫仅有的 2 个单倍型(EG1 和 ED1)分别与方正银鲫中的 2 个单倍型(FZ1 和 FZ13)^[14]共享, 表明在遗传特性上应属于方正银鲫, 推测额尔齐斯河银鲫应该源自于黑龙江银鲫种群, 而非本地起源。中国武汉和彭泽等地区的银鲫仅有 1 个单倍型, 并与方正银鲫共享, 这些地区的银鲫也被认为来源于方正银鲫^[14]。在额尔齐斯河 4 个银鲫地理种群中发现的血清转铁蛋白克隆系 A 也在方正银鲫中出现^[27], 这也暗示着额尔齐斯河银鲫与方正银鲫具有密切的亲缘关系。本研究也进一步证实了额尔齐斯河银鲫与黑龙江银鲫在遗传特性上属同一群体, 并未因地理隔离而发生明显的遗传分化。来源于黑龙江的 2 个单倍型谱系可能在长期演化过程中产生了形态学变异并最终形成了高背和低背 2 种类型, 由于银鲫行雌核发育, 这种形态特征的变异就得以稳定的遗传而保持下来。

本研究中, 额尔齐斯河主河道银鲫的遗传多样性(32 个样本中仅发现 2 个单倍型)远低于黑龙江的方正银鲫(50 个样本中检测出 18 个单倍型)^[14], 即黑龙江地区的银鲫中仅有 2 个单倍型谱系分布于额尔齐斯河, 而捷克的银鲫中也仅有 1 种单倍型 HT1^[16], 并与额尔齐斯河低背型 ED1 和

方正银鲫 ZF13 共享。Apalikova 等^[17]的研究显示, 亚洲东部银鲫的单倍性比较丰富, 而中亚地区较单一, 结合本研究, 即银鲫的遗传多样性水平在地理分布上由东亚、中亚到欧洲表现为逐渐降低的趋势, 推测黑龙江的银鲫群体中只有少数的单倍型扩散至额尔齐斯河, 甚至是欧洲等地区。

3.4 额尔齐斯河 2 种类型雌性银鲫的生长特性

虽然额尔齐斯河银鲫的单倍型与方正银鲫共享, 亲缘关系很近, 但方正银鲫的生长性能远远低于额尔齐斯河银鲫^[5], 这应是鲫在不同生态环境适应过程中表型性状和生长特性发生变异而形成许多地方性种群^[5-6]。根据本研究结合任慕莲等^[4]的调查, 即使在额尔齐斯河流域, 干流(185 团)和湖泊(乌伦古湖)中的银鲫比水库(一牧场、托洪台等)更具有体型和生长优势, 这可能与水域环境及饵料生物^[6], 或雌核发育不同来源精子^[35]的差异有关。此外, 银鲫的体型及生长性能还与遗传特性有关^[5], 朱蓝菲等^[10-11]、桂建芳等^[12]根据生化遗传标记在银鲫中区分出不同的雌核发育系具有不同的体型及生长性能。额尔齐斯河 2 种类型雌性银鲫为同域分布而不存在环境差异, 但体型与生长性能差异显著且各自享有不同遗传单倍型, 表明这也应与遗传特性相关。本研究仅对额尔齐斯河银鲫进行亲缘关系的遗传学分析, 未进行体型与生长性状的遗传标记研究, 李风波等^[27]、周秋白等^[30]鉴定出额尔齐斯河和伊犁河银鲫具有丰富的克隆系, 若能结合本研究中所提出的 2 种类型银鲫来区分鉴别, 可能会发现重要的与表型相关的遗传标记, 特别是高背型银鲫可能会有更多的具有重要利用价值的克隆系尚等待发现。

鲫的生长与体型明显相关^[5], 以体长与体高的可比性状与黑龙江流域鲫(平均 2.14~2.48)^[6]、方正银鲫(2.35~2.60)^[5]、云南滇池高背鲫(2.03~2.49)^[7]、江西彭泽鲫(平均 2.62)^[8]、河南淇河鲫(平均 2.91)^[9]等主要地方种群相比, 额尔齐斯河主河道中的雌性银鲫, 低背型已优于国内其他的地方种群, 而高背型在国内还很罕见, 主要表现为头后部明显隆起, 背部高, 尾柄高, 体型宽阔而更具有显著的体型优势(图 1、表 1)。同时, 额尔齐

斯河 2 种类型雌性银鲫在生长性能方面也具有显著的优势, 以同龄(如 3⁺龄)的体质量对比, 低背型(454~878 g)和高背型(763~1 286 g)远高于方正银鲫(185~231 g)^[5]、云南高背鲫(平均 488 g)^[36]、彭泽鲫(404.5~632.0 g)^[37]等国内其他地理种群, 表现出在自然环境中极为优越的生长性能。额尔齐斯河主河道的 2 种类型雌性银鲫相比(图 2, 表 2), 高背型比低背型更具有明显的体型优势, 相同体长或年龄的群体中, 高背型的平均体质量约为低背型的 1.3~1.9 倍, 表现出更为优越的生长性能。

3.5 额尔齐斯河 2 种类型银鲫的重要利用价值

银鲫是中国重要的水产养殖对象, 本研究发现了额尔齐斯河主河道 2 种类型的雌性银鲫, 特别是高背型银鲫表现出更优越的生长性能, 具有极高的养殖开发前景。此外, 由于银鲫具有独特的遗传特性和生殖方式而成为鱼类育种的良好材料^[12], 利用方正银鲫作母本人工培育出异育银鲫^[38]、松浦鲫^[39]等选育品种在生产实践中产生了显著的经济价值。因此, 额尔齐斯河主河道的银鲫, 特别是高背型银鲫可以作为优良的育种材料, 并可能蕴含有更大的育种潜力。

参考文献:

- [1] 伍献文. 中国鲤科鱼类志[M]. 上海: 上海人民出版社, 1977.
- [2] 尼科里斯基. 黑龙江流域鱼类[M]. 北京: 科学出版社, 1960.
- [3] 李思忠. 新疆鱼类志[M]. 乌鲁木齐: 新疆人民出版社, 1979.
- [4] 任慕莲, 郭焱, 张人铭, 等. 额尔齐斯河鱼类及渔业资源[M]. 乌鲁木齐: 卫生出版社, 2008.
- [5] 沈俊宝, 刘明华, 范兆廷. 黑龙江银鲫[M]. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 1997.
- [6] 余志堂, 何麟善, 肖理仁, 等. 黑龙江流域鲫的种群变异和生态资料[J]. 水生生物学集刊, 1959(2): 200-209.
- [7] 王修勇, 黄帼杰. 滇池里两个生态群鲫的研究[J]. 淡水渔业, 1982, 5: 10-13.
- [8] 杨兴棋, 陈敏容, 俞小牧, 等. 江西彭泽鲫生殖方式的初步研究[J]. 水生生物学报, 1992, 16(3): 277-280.
- [9] 冯建新, 惠筠, 杨兴丽, 等. 淇河鲫与彭泽鲫的生物学性状比较研究[J]. 淡水渔业, 2004, 34(4): 27-29.

- [10] 朱蓝菲, 蒋一硅. 银鲫种内的遗传标记及其在选种中的应用[J]. 水生生物学报, 1987, 11(2): 105-111.
- [11] 朱蓝菲, 蒋一硅. 银鲫不同雌核发育系的生物学特性比较研究[J]. 水生生物学报, 1993, 17(2): 112-120.
- [12] 桂建芳, 朱蓝菲, 魏雪虹. 雌核发育银鲫的遗传多样性及其育种意义[J]. 遗传, 1997, 19(增刊): 37-38.
- [13] 孟玮, 郭焱, 海萨, 等. 额尔齐斯河银鲫形态学及 COI 基因序列分析[J]. 淡水渔业, 2010, 4(5): 22-26.
- [14] Li F B, Gui J F. Clonal diversity and genealogical relationships of gibel carp in four hatcheries[J]. Anim Genet, 2008, 39(1): 28-33.
- [15] Sakai H, Iguchi K, Yamazaki Y, et al. Morphological and mtDNA sequence studies on three crucian carps (*Carassius*: Cyprinidae) including a new stock from the Ob River system, Kazakhstan[J]. J Fish Biol, 2009, 74: 1756-1773.
- [16] Vetešník L, Papoušek I, Halacka K, et al. Morphometric and genetic analysis of *Carassius auratus* complex from an artificial wetland in Morava River floodplain, Czech Republic[J]. Fish Sci, 2007, 73: 817-822.
- [17] Apalikova O V, Eliseikina M G, Kovalev M Yu, et al. Collation of data on the ploidy Levels and mitochondrial DNA phylogenetic lineages in the silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* from Far Eastern and central Asian populations[J]. Russ J Genet, 2008, 44(7): 873-880.
- [18] 张觉民, 何志辉. 内陆水域渔业自然资源调查手册[M]. 北京: 农业出版社, 1991.
- [19] 张俊丽, 高天翔, 方华华, 等. 黑龙江多布库尔河和新疆额尔齐斯河江鳊的形态特征及生化遗传分析[J]. 中国水产科学, 2008, 15(3): 386-391.
- [20] 任幕莲. 新疆吉力湖渔业[M]. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 1990.
- [21] Kei'ichiro I, Gunji Y, Naoto M, et al. Morphological and genetic analysis of fish of a *Carassius* complex (Cyprinidae) in Lake Kasumigaura with reference to the taxonomic status of two all-female triploid morphs[J]. Biol J Linn Soc, 2003, 79: 351-357.
- [22] 沈俊宝. 黑龙江主要水域鲫倍性及其地理分布[J]. 水产学报, 1983, 7(2): 87-91.
- [23] 范兆廷, 宋苏祥. 鱼类的雌核发育、雄核发育和杂种发育[J]. 水产学报, 1993, 17(2): 179-187.
- [24] 贾智英, 孙效文. 雌核发育三倍体方正银鲫研究进展[J]. 水产学杂志, 2006, 19(1): 84-89.
- [25] 周莉, 桂建芳. 银鲫两个雌核发育克隆间两性生子代的遗传多样性分析[J]. 实验生物学报, 2001, 34(3): 169-176.
- [26] 王蕊芳, 施立明, 贺维顺. 不同地理区域银鲫染色体银染核仁组织者的比较研究[J]. 动物学研究, 1988, 9(2): 165-169.
- [27] 李风波, 周莉, 桂建芳. 新疆额尔齐斯河水系银鲫克隆多样性研究[J]. 水生生物学报, 2009, 33(3): 363-368.
- [28] 沈俊宝, 范兆廷, 王国瑞. 黑龙江一种银鲫(方正银鲫)三倍体雄鱼的核型研究[J]. 遗传学报, 1983, 10(2): 133-136.
- [29] 范兆廷, 韩英, 马旭洲. 黑龙江银鲫(*Carassius auratus gibelio* Bloch)精子生物学研究[J]. 东北农业大学学报, 2003, 34(4): 414-418.
- [30] 周秋白, 郑宇, 周莉, 等. 新疆伊犁河鲫遗传多样性初步研究[J]. 水生生物学报, 2009, 33(4): 690-695.
- [31] Wouters J, Janson S, Lusková V, et al. Molecular identification of hybrids of the invasive gibel carp *Carassius auratus gibelio* and crucian carp *Carassius carassius* in Swedish waters[J]. J Fish Biol, 2012, 80: 2 595-2 604.
- [32] Zhou L, Wang Y, Gui J F. Analysis of genetic heterogeneity among five gynogenetic clones of silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch, based on detection of RAPD molecular markers[J]. Cytogenet Cell Genet, 2000, 88: 133-139.
- [33] Zhou L, Wang Y, Gui J F. Molecular analysis of silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) clone by SCAR markers[J]. Aquaculture, 2001, 201: 219-228.
- [34] 罗静, 张亚平. 鲫遗传多样性的初步研究[J]. 遗传学报, 1999, 26(1): 28-36.
- [35] 蒋一硅, 梁绍昌, 陈本德, 等. 异源精子在银鲫雌核发育子代中的生物学效应[J]. 水生生物学报, 1983, 8(1): 1-13.
- [36] 谷庆义. 滇池高背鲫的生物学及其移植效果[J]. 齐鲁渔业, 1997, 11(4): 21-23.
- [37] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. 彭泽鲫(GB/T 18395-2010)[S]. 北京: 中国标准出版社, 2011.
- [38] 桂建芳, 梁绍昌, 朱蓝菲. 异育银鲫人工繁育群体中复合四倍体的发现及其育种潜力[J]. 科学通报, 1992, 37(7): 646-648.
- [39] 沈俊宝, 刘明华, 刘刚, 等. 黑龙江银鲫新品系——松浦鲫的培育[J]. 淡水渔业, 1991(5): 7-9.

Comparative analysis between two types of female silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* in the Irtysh River using morphology and mitochondrial control regions

MA Bo¹, HUO Tangbin¹, LI Zhe¹, CAI Lingang², ADAKBK Kar², JIANG Zuofa¹

1. Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences; Scientific Observation Station of Fisheries Resource and Environment in Heilongjiang River Basin, Ministry of Agriculture, Harbin 150070, China;

2. Institute of Aquatic Products Science, Xinjiang Uygur Autonomous Region, Urumqi 830000, China

Abstract: Two types of female silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* were discovered in the main stem of the Irtysh River (the Crop 185) in May 2008. We defined them as high-dorsal silver crucian carp (1.78–2.14) and low-dorsal silver crucian carp (2.18–2.39) based on differences in their morphology (body length/body depth). The number of lateral line scales in the high and low-dorsal silver crucian carp is 31 and 30, respectively. The number of scales above (or below) the lateral line is 7 (6), the number of scales above (or below) the lateral line in the caudal peduncle is 3 (2). High-dorsal silver crucian carp exhibit a size advantage based on the significant difference in body depth and width, head depth and width, and caudal peduncle depth ($P < 0.01$) between high and low-dorsal silver crucian carp. The mean weight of high-dorsal silver crucian carp is 1.3–1.9 times that of low-dorsal silver crucian carp. A comparison of the mitochondrial control region sequences of the two types revealed that each has one haplotype, thus representing intraspecific variation with a low genetic diversity value (0.004). The two types and Fangzheng silver crucian carp in the Heilongjiang River are monophyletic, and share the same haplotype with Fangzheng silver crucian carp. Accordingly, we speculate that the Irtysh silver crucian carps are derived from the Heilongjiang River basin. Our observations suggest the two types of *C. a. gibelio*, particularly the high-dorsal silver crucian carp, have a growth advantage over other crucian carps. Given this, they offer greater potential as breeding stock. Our results provide a theoretical basis for better conservation and utilization of the unique varieties of Irtysh River silver crucian carp.

Key words: *Carassius auratus gibelio*; morphological features; mitochondrial control region; Irtysh River

Corresponding author: JIANG Zuofa. E-mail: jzffish@163.com