

赤水河外来鱼类尖头鲮和董氏须鳅的 引种溯源及生态适应性分析

唐瑞^{①②} 代元兴^③ 刘焕章^② 艾祖军^④
欧阳冬冬^⑤ 彭勇^⑥ 汤勇^⑥ 俞丹^{②*}

① 大连海洋大学 大连 116023; ② 中国科学院水生生物研究所 中国科学院水生生物多样性与保护重点实验室 武汉 430072;

③ 古蔺农业农村分局 泸州 646500; ④ 长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区云南管护局 昭通 657000;

⑤ 靖安县畜牧水产局 宜春 330600; ⑥ 江西九岭山国家级自然保护区管理局大柘山保护管理站 宜春 330600

摘要: 历史上,赤水河流域干流及支流的鱼类物种组成中未曾出现过尖头鲮(*Rhynchocypris oxycephalus*)和董氏须鳅(*Barbatula toni*)。但是,近年来在赤水河支流白沙河的鱼类资源调查中发现了这两个物种的分布,其来源及未来的生存可能性受到关注。本研究比较了尖头鲮赤水河野外种群与养殖种群形态上的差异;基于线粒体 Cyt *b* 基因序列,分析了赤水河流域尖头鲮和董氏须鳅的来源,并通过生态位模型分析了这两种鱼在赤水河流域的生态适应性。形态数据结果表明,尖头鲮在赤水河的野外种群与养殖种群的个体大小存在显著差异,养殖种群的体长、尾柄长、尾柄高 3 个形态数据均高于野外种群。分子系统发育分析结果显示,尖头鲮赤水河流域野外种群及养殖种群与辽宁杨运种群聚为一支,董氏须鳅则与来自内蒙古、辽宁和河北的种群聚为一支。生态位模型分析表明,赤水河支流白沙河具有尖头鲮的中度适生区,其适生性概率为 0.620;而董氏须鳅在该区域的适生性概率较低,仅为 0.025,这可能与该物种已有分布数据较少有关。采样中发现白沙河实际采样点的水温较低,与北方分布点的水温接近,推测该区域仍具备尖头鲮和董氏须鳅生存的条件。综上所述,赤水河流域的尖头鲮和董氏须鳅均为来自东北地区的外来种,且能适应赤水河的生态环境。这与现场访问结果一致,未来需要加强种群监测以防成为外来入侵种。

关键词: 外来种; Cyt *b* 基因; 生态位模型; 种群监测

中图分类号: Q959.4 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2021) 02-214-15

Analysis of Introduction Source and Ecological Adaptability of Exotic Fishes *Rhynchocypris oxycephalus* and *Barbatula toni* in Chishui River

TANG Rui^{①②} DAI Yuan-Xing^③ LIU Huan-Zhang^② AI Zu-Jun^④
OUYANG Dong-Dong^⑤ PENG Yong^⑥ TANG Yong^⑥ YU Dan^{②*}

基金项目 农业农村部渔业局项目 (No. 17200368), 环保部生物多样性保护专项 (No. 2019HJ2096001006), 国家自然科学基金项目 (No. 31872234), 农业财政专项“长江渔业资源与环境调查” (No. CJDC-2017), 三峡工程后续工作资助项目 (No. 2136902);

* 通讯作者, E-mail: yudan@ihb.ac.cn;

第一作者简介 唐瑞, 男, 硕士研究生; 研究方向: 鱼类分子生态学; E-mail: tangrui@ihb.ac.cn。

收稿日期: 2020-09-28, 修回日期: 2021-01-04 DOI: 10.13859/j.cjz.202102007

- ① Dalian Ocean University, Dalian 116023; ② The key Laboratory of Aquatic Biodiversity and Conservation of Chinese Academy of Sciences, Institute of Hydrobiology Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072; ③ Gulin County Agriculture and Rural Bureau, Luzhou 646500; ④ The National Nature Reserve of Rare and Endemic Fishes in Upper Reaches of Yangtze River, Yunnan Management and Protection Bureau, Zhaotong 657000; ⑤ Jingan County Animal Husbandry and Fishery Bureau, Yichun 330600; ⑥ Jiulingshan National Nature Reserve Department, Conservation and Management Station of Daqishan, Yichun 330600, China

Abstract: *Rhynchocypris oxycephalus* and *Barbatula toni* were not present in the Chishui River before. However, in recent years, both two species has be found in the Baisha River, a tributary of the Chishui River. Therefore, their sources and future survival possibilities should be paying more attention. We analyzed their morphological characters and mitochondrial Cyt *b* gene sequences tracing where the two fish species *R. oxycephalus* and *B. toni* came from and built the ecological model to predict their ecological adaptability in the Chishui River. We got the the following results: 1) the individual size between wild and cultivated population was significantly different; 2) three morphological characters got from the cultivated population are higher than those of the wild population. Based on Bayesian inferences, maximum likelihood and neighbor-joining methods for all haplotypes, phylogenetic analyses revealed that samples of *R. oxycephalus* from Chishui River including both cultivated and wild individuals firstly clustered with samples from Yangyun population Liaoning province, Northeast China (Fig. 2); samples of *B. toni* from Chishui River firstly clustered with those from Inner Mongolia, Liaoning and Hebei province (Fig. 3). Moreover, the results from the ecological niche model, MaxEnt, showed that the Baisha River, a tributary of the Chishui River, has a moderately suitable area for *R. oxycephalus* (the suitability probability was 0.620, Fig. 4), while the suitability probability for *B. toni* in this area was rather low (the suitability probability was 0.025), which with probably due to the little distribution information of this species (Fig. 4). The water temperature at the sampling site was relatively low, which was close to the water temperature of the northern sampling sites. It could be inferred that this area has suitable conditions for the survival of *R. oxycephalus* and *B. toni*. To sum up, these two exotic species in the Chishui River were from the northeastern of China, and adapted well to the local environment. This result was consistent with the survey of the local farmer. In the future, population monitoring needs to be strengthened to prevent them becoming invasive species.

Key words: Introduced species; Cytochrome *b* gene; Ecology niche model; Population monitoring

生物入侵 (biological invasions) 问题是当前生态研究领域的热点问题 (Gozlan et al. 2010, Guisan et al. 2014)。外来入侵种是指从原来的分布区域扩展到一个新地区, 定殖后对当地的生态和经济造成重大影响的生态学现象 (Mack et al. 2000, 吴昊等 2014)。有研究表明, 在我国, 已有 500 多种外来物种的入侵 (鞠瑞亭等 2012), 外来种的生物入侵已成为导致物种濒危和灭绝的第二大原因 (陆庆光等 2001), 仅次于生境丧失。例如, 云贵高原上的

许多湖泊不同程度地受到了外来入侵种的影响, 导致土著鱼类的物种多样性及种群数量出现急剧下降 (杨君兴 1996); 珠江流域由于外来物种的增加, 本地物种的生态位显著减少, 鱼类群落功能多样性发生变化 (Shuai et al. 2018)。

尖头鲮 (*Rhynchocypris oxycephalus*) 隶属于鲤形目 (Cypriniformes) 鲤科 (Cyprinidae) 雅罗鱼亚科 (Leuciscinae) 鲮属。与尖头鲮形态较为相似的物种为拉氏鲮 (*R. lagowskii*), 两

者的区别在于,拉氏鲃体侧具一暗色纵带及稀疏的黑色小点,尖头鲃体侧密布黑色小点,暗色纵带或有或无,如有纵带,则仅存在于体之后半部(陈宜瑜 1998)(图 1a)。尖头鲃是一种典型的冷水性鱼类,主要栖息在具有一定水流和富含氧气的半山区溪流中(Yan et al. 2011, 王文剑等 2013)。在我国南方的闽江、钱塘江、黄河、长江以及东北黑龙江、鸭绿江、辽河流域均有分布(陈宜瑜 1998, 许旺 2013)。尖头鲃已有记录的最南分布点是闽江上游的武夷山,并未曾发现其入侵其他地区的报道。

董氏须鳅(*Barbatula toni*)隶属于鲤形目(Cypriniformes)条鳅科(Nemacheilidae)须鳅属,该属有效种为 11 种。董氏须鳅区别于北方地区其他须鳅属鱼类的鉴别特征:吻钝;前后鼻孔分开;上唇有一个较浅的缺刻,长度为上唇厚度的 10%~20%;下唇有短的侧叶,长度为上唇厚度的 30%~50%;上颌完全被上唇覆盖;躯体隆起;鳞片分布于整个身体的背面和侧面(陈浩 2019)(图 1b)。董氏须鳅也是一种喜栖息于具有砂石底质山间溪流的冷水性鱼类,广泛分布于俄罗斯、蒙古以及中国的黑龙江流域、辽河流域上游的西辽河以及内蒙古的锡林郭勒河(Kottelat 2012, Prokofiev 2016),没有入侵其他地区的报道。

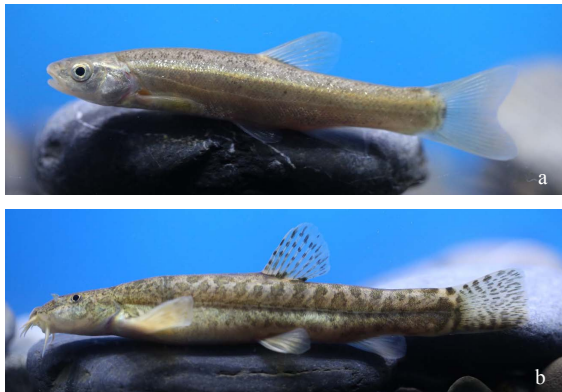


图 1 尖头鲃(a)和董氏须鳅(b)(刘飞摄)

Fig. 1 *Rhynchocypris oxycephalus* (a) and *Barbatula toni* (b) (Photo by LIU Fei)

赤水河作为长江上游右岸的一级支流,是构成长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区的重要组成部分,鱼类物种较为丰富。刘飞等(2020)在 2007 至 2016 年对赤水河赤水镇、赤水市和合江县 3 个江段调查期间,共采集到鱼类 133 种。综合吴金明等(2010)对赤水河全流域调查结果以及其他历史资料记载(黄真理 2003)可知,赤水河流域共分布有鱼类 160 余种,但在所有鱼类物种组成中均未发现尖头鲃和董氏须鳅。在 2018 和 2019 年生态环境部赤水河鱼类多样性调查项目执行期间,在赤水河支流白沙河发现这两种分布新记录的鱼类,且分布有较大种群数量,但这两个物种在赤水河流域干流及支流的鱼类调查历史资料中从未被记载过,推测属于近年来的外来种。此外,通过对当地养殖户现场访问得知,养殖户曾于 2017 年从吉林通化引入尖头鲃鱼苗约 90 000 尾,成鱼 100 kg,董氏须鳅可能是夹杂在其中无意引入的。

线粒体细胞色素 *b* (Cyt *b*) 基因不仅能有效评估物种和种群的遗传多样性,同时也可以有效评估不同地理种群间的亲缘关系,而形态学特征的变化较之于生理机能和生活习性的变化更为具体,易于比较观察,也是探讨生物与环境间相适应的重要依据(曹文宣等 1981)。此外,根据已有分布信息和气候数据,生态位模型可以有效预测物种的潜在分布区域(MacArthur 1972, Peterson et al. 2002)。许多保护物种的生境分布也广泛采用这类模型进行预测(Phillips et al. 2006, Boubli et al. 2009),例如, Negga (2007) 使用 MaxEnt 模型对葡萄牙法蒂玛和阿兰特斯地区具有特殊小生境的欧鳅属(*Trtiturus*)物种 *T. marmoratus* 和 *T. pygmaeus* 进行潜在分布区预测,结果显示,它们趋向于选择植被覆盖度较大和距水源较近的生境; Zank 等(2014)利用 MaxEnt 模型预测了 24 种蟾蜍潜在分布区和未来分布区。因此,本研究将综合采用形态学、分子系统学及生态位模型分析的方法,对赤水河流域的尖头

𩚰和董氏须鳅进行引种溯源, 并分析其生态适应性, 预测其生存的可能性, 为赤水河外来鱼类的监测和管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样本采集

本研究所用样本于 2018 至 2020 年采自赤水河支流白沙河, 捕捞方式为手抄网, 并从养殖户手中购买了人工养殖种群个体。所有样本采集时依据其形态进行初步鉴定, 随后用 95% 酒精进行固定。采用体长 (body length)、尾柄长 (caudal peduncle length)、尾柄高 (caudal peduncle height) 3 个形态指标, 对赤水河尖头𩚰野外种群 38 个样本, 人工养殖种群 33 个样本进行形态测量。并对 57 个赤水河野外种群、11 个赤水河人工养殖种群尖头𩚰样本, 3 个四川广元自然种群样本以及赤水河 14 个董氏须鳅样本进行 Cyt *b* 基因测序。依据本团队前期研究积累的尖头𩚰 21 个不同地理种群的 95 条单倍型序列 (表 1, Yu et al. 2014), 进行了系统比较, 外类群使用真𩚰 (*Phoxinus phoxinus*, GenBank 登录号为 MG806683) 和湖𩚰 (*R. percnurus*, GenBank 登录号为 AB207022)。下载董氏须鳅 11 个不同地理种群 21 条单倍型序列 (表 1, Chen et al. 2019, 陈浩 2019), 以多鳞荷马条鳅 (*Paracobitis anguillioides*, GenBank 登录号为 HM010501) 和泥鳅 (*Misgurnus anguillicaudatus*, GenBank 登录号为 AF051868) 为外类群。

1.2 分布和环境数据采集

整理去除相同的经纬度信息后, 共收集尖头𩚰分布数据 445 个, 其中 310 个分布数据来自本团队前期积累的资料 (Yu et al. 2013), 采集时间主要集中在 1998 至 2011 年期间。本研究新增 135 个分布点数据, 主要来源于近年来的野外调查。董氏须鳅 23 个分布数据均来自发表文献 (Chen et al. 2019, 陈浩 2019)。所有尖头𩚰和董氏须鳅的分布数据按照 MaxEnt 软件格式要求, 将物种名以及分布地点的经纬度

信息分别输入 Excel 中后, 转换为其能识别的 CSV 格式。

生物气候变量广泛地应用于预测物种潜在分布的生态位模型分析之中, Yu 等 (2013) 通过对海拔和 19 个生物气候变量进行主成分分析发现, 有 15 个环境变量具有一定的相关性, 含重复信息, 其余 4 个变量不具显著相关性。本研究采用上述不具显著相关性的 4 个生物气候变量, 即温度日较差 (bio2)、年均温占年温较差的百分比 (bio3)、最冷月极低温度 (bio6) 和年降雨量 (bio12) 作为 MaxEnt 模型的环境变量来预测尖头𩚰和董氏须鳅的潜在分布。4 个环境变量数据来源于 WorldClim 网站 (<http://www.worldclim.org>), 下载后在 ArcView GIS 3.3 软件中保存为 MaxEnt 可识别的 ASCII 码格式。

1.3 基因组 DNA 的提取、PCR 扩增及测序

基因组 DNA 的提取采用高盐抽提法 (Aljanabi et al. 1997)。尖头𩚰 Cyt *b* 基因扩增和测序引物为 GluF (5'-AAC CAC CGT TGT ATT CAA CTA CAA-3') 和 ThrR (5'-ACC TCC GAT CTT CG ATT ACA AGA CCG-3') (Doadrio et al. 2002)。扩增程序为, 94 °C 预变性 3 min; 94 °C 变性 30 s, 55 °C 退火 45 s, 72 °C 延伸 1 min, 35 个循环; 72 °C 后延伸 8 min。董氏须鳅 Cyt *b* 基因扩增和测序引物为 L14724 (5'-GAC TTG AAA AAC CAC CGT TG-3') 和 H15915 (5'-CTC CGA TCT CCG GAT TAC AAG AC-3')。扩增程序退火温度 56 °C, 其余步骤与尖头𩚰扩增程序相同。PCR 产物用 0.8% 琼脂糖凝胶电泳检测, 成功后送测序公司完成纯化和测序。

1.4 数据处理及分析

运用常规形态学研究的方法, 采用电子数显游标卡尺 (桂林广陆数字测控有限公司, 三按键电子数显卡尺), 由同一人测量所有样本体长、尾柄长、尾柄高 3 个常规性状, 数据精确到 0.1 mm。使用 SPSS 25.0 进行处理数据, 计算平均值、标准差、最大值以及最小值。

DNA 序列的比对 (alignment) 使用 Clustal

表 1 尖头鲮和董氏须鳊样本 Cyt b 基因序列信息

Table 1 The detailed information of sample locations and Cyt b gene sequences information for *Rhynchocypris oxycephalus* and *Barbatula toni*

水系 Systems	采样地 Location	单倍型数 Haplotype (N)	水系 Systems	采样地 Locations	单倍型数 Haplotype (N)
尖头鲮 <i>Rhynchocypris oxycephalus</i>					
长江 Yangtze River	浙江安吉* Anji, Zhejiang	2	钱塘江 Qiantang River	浙江大清谷* Daqinggu, Zhejiang	1
黄河 Yellow River	陕西宝鸡* Baoji, Shanxi	1	钱塘江 Qiantang River	浙江开化* Kaihua, Zhejiang	5
长江 Yangtze River	陕西嘉陵江* Jialingjiang, Shanxi	2	钱塘江 Qiantang River	浙江武义* Wuyi, Zhejiang	4
长江 Yangtze River	湖北赤壁* Chibi, Hubei	8	钱塘江 Qiantang River	安徽歙县* Sexian, Anhui	2
长江 Yangtze River	陕西佛坪* Fuping, Shanxi	2	信江 Xinjiang River	江西上饶* Shangrao, Jiangxi	1
长江 Yangtze River	湖北利川* Lichuan, Hubei	1	曹娥江 Cao'e River	浙江嵊州* Shengzhou, Zhejiang	4
长江 Yangtze River	江西婺源* Wuyuan, Jiangxi	1	闽江 Minjiang River	福建武夷山* Wuyishan, Fujian	1
长江 Yangtze River	安徽黄山* Huangshan, Anhui	1	甬江 Yongjiang River	浙江奉化* Fenghua, Zhejiang	4
长江 Yangtze River	四川广元 Guangyuan, Sichuan	2	瓯江 Oujian River	浙江缙云* Jinyun, Zhejiang	1
辽河 Liao River	辽宁杨运* Yangyun, Liaoning	14	运河 Grand Canal	浙江灵隐* Lingyin, Zhejiang	3
辽河 Liao River	辽宁什字街* Shenzijie, Liaoning	10	赤水河 Chishui River	四川古蔺 ^① Gulin, Sichuan	32
辽河 Liao River	辽宁盖州* Gaizhou, Liaoning	27	—	四川古蔺 ^② Gulin, Sichuan	9
董氏须鳊 <i>Barbatula toni</i>					
—	内蒙古海拉尔# Hailar, Inner Mongolia	4	辽河 Liao River	辽宁葫芦岛# Huludao, Liaoning	1
松花江 Songhua River	黑龙江哈尔滨# Harbin, Heilongjiang	2	图们江 Tumen River	吉林汪清# Wangqing, Jilin	2
阴河 Yin River	内蒙古赤峰# Chifeng, Inner Mongolia	3	松花江 Songhua River	吉林敦化# Dunhua, Jilin	1
海拉尔河 Hailar River	内蒙古海拉尔河# Hailar River, Inner Mongolia	1	海河 Hai River	河北保定# Baoding, Hebei	1
辽河 Liao River	内蒙古赤峰# Chifeng, Inner Mongolia	1	海河 Hai River	河北承德# ChengDe, Hebei	3
—	吉林# Jilin	2	赤水河 Chishui River	四川古蔺 Gulin, Sichuan	9

* 表示引自 Yu 等 (2014) 的序列, # 表示引自陈浩 (2019) 的序列, — 表示未知水系, ①和②分别表示赤水河尖头鲮野外种群和人工养殖种群。

* Indicates a sequence cited from Yu et al. (2014), # indicates a sequence cited from Chen (2019), — indicates the unknown river systems. Numbers ① and ② represent the wild and the cultivated population of Chishui River, respectively.

X 软件 (Thompson et al. 1997), 使用默认的参数设置, 并在 SEAVIEW 程序 (Galtier et al. 1996) 中辅以手工校正。使用 DnaSP 软件生成单倍型序列, 采用贝叶斯法 (Bayesian inferences, BI)、最大似然法 (maximum

likelihood, ML) 和邻接法 (neighbor-joining, NJ) 构建分子系统发育树。BI 分析用 MrBayes3.0 (Huelsenbeck et al. 2001) 软件, 以后验概率 (posterior probability) 来表示各分支的可信性, ML 和 NJ 分析在 PAUP 软件中进

行, 系统树分支的置信度采用自引导法 (bootstrap analysis) 重复检测。

选择最大熵 (MaxEnt) 生态位模型预测分布区。将分布数据和预处理好的环境数据导入 MaxEnt, 随机选取 25% 的分布点作为测试集 (testing data), 剩余 75% 的分布点作为训练集 (training data), 在环境参数设置中开启刀切法 (Jackknife), 交叉验证 (cross-validate replicates) 设置为 5 次, 其他参数设置均为软件默认值, 包括规则化乘法 (regularization multiplier) 为 1, 任务运行的最大重复次数 (maximum iterations) 为 500, 收敛阈值 (convergence threshold) 为 0.000 01 等。

MaxEnt 模型产生的结果为 Logistic 格式的 ASCII 栅格图层, 图层中每个栅格的值代表物种在该区域对环境的适生性概率 P (suitability assigned to each pixel), 值域为 0 ~ 1。在 DIVA-GIS 7.3 (Hijmans et al. 2012) 软件中加载 MaxEnt 运行的结果。为了得到合理的适生等级, 需要选择合适的阈值进行适生等级划分, 但是目前还没有一致的最优划分等级的标准 (Liu et al. 2005), 根据 Aranda 等 (2011) 文献报道, 我们做了最简单的处理, 选择较高的固定值 0.8 来评估尖头鲈的最适生区, 最终设定 $P \geq 0.8$ 为最适生区, $0.4 \leq P < 0.8$ 为中度适生区, $P < 0.4$ 为低度适生区或非适生区。

2 结果

2.1 尖头鲈种群间形态差异

本研究测量了赤水河野外种群和人工养殖种群 3 个形态指标, 养殖种群 33 个样本体长、尾柄长和尾柄高分别为 (120.13 ± 41.21) mm $(64.45 \sim 188.43)$ mm、 (29.07 ± 10.76) mm $(14.53 \sim 47.56)$ mm 和 (12.70 ± 4.10) mm $(6.74 \sim 18.98)$ mm, 野外种群 38 个样本分别为 (58.67 ± 16.63) mm $(35.06 \sim 104.10)$ mm、 (13.84 ± 3.87) mm $(8.54 \sim 21.78)$ mm 和 (6.52 ± 1.89) mm $(3.19 \sim 10.10)$ mm, 野外种群体长、尾柄长、尾柄高均低于养殖群体, 差异显著 ($P < 0.05$)。

2.2 序列变异与遗传多样性

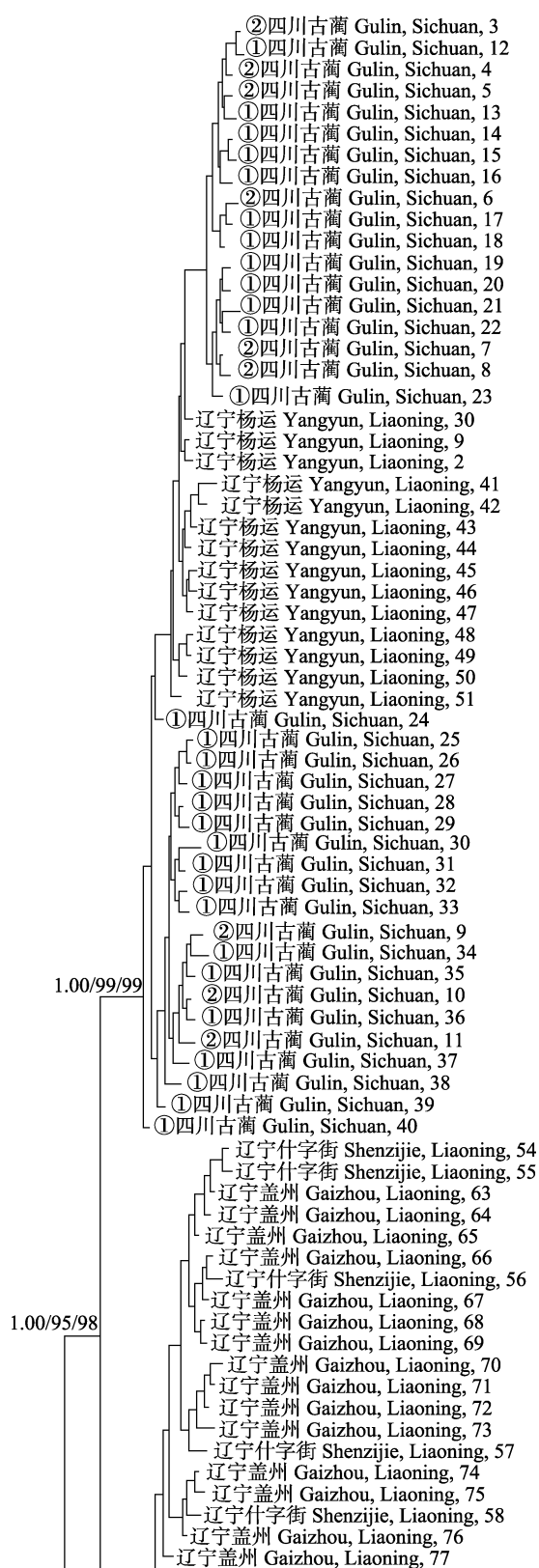
本研究共获得赤水河尖头鲈野外种群 57 条、人工养殖种群 11 条和 14 条董氏须鳅的线粒体 Cyt *b* 基因序列。校对后得到尖头鲈序列长 1 097 bp, 董氏须鳅长 1 140 bp, 序列中均无碱基的插入或缺失。赤水河尖头鲈野外种群样本平均碱基组成分别为, A 25.6%、T 30.3%、C 27.0%、G 17.1%, A + T 的含量为 55.9%, G + C 的含量为 44.1%; 人工养殖尖头鲈种群为 A 25.5%、T 30.3%、C 27.1%、G 17.1%, A + T 的含量为 55.8%, G + C 的含量为 44.2%; 董氏须鳅平均碱基组成为 A 24.0%、T 29.1%、C 28.10%、G 18.8%, A + T 的含量为 53.1%, G + C 的含量为 46.9%。两种鱼中 G 的含量均最低且碱基组成表现出明显的偏倚。

赤水河尖头鲈野外种群中, 变异位点 (number of mutations) 55 个, 占总位点数的 5.01%, 简约信息位点 (number of parsimony informative sites) 25 个, 占总位点数的 2.28%; 人工养殖尖头鲈种群变异位点 23 个, 占总位点数的 2.10%, 简约信息位点 13 个, 占总位点数的 1.19%; 赤水河董氏须鳅, 变异位点 46 个, 占总位点数的 4.0%, 简约信息位点 36 个, 占总位点数的 3.16%。

赤水河野外种群 57 尾尖头鲈样本共检测到 32 个单倍型, 单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 0.964 和 0.006 51, 人工养殖尖头鲈种群共检测到 9 个单倍型, 单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 0.964 和 0.007 36, 赤水河野外种群与人工养殖种群间具有 3 个共享单倍型, 与其他 21 个地理种群无共享单倍型。赤水河 14 尾董氏须鳅共检测出 9 个单倍型, 单倍型多样性和核苷酸多样性为 0.879 和 0.011 90, 且与河北保定种群具有 1 个共享单倍型。

2.3 分子系统发育关系

采用贝叶斯法 (BI)、最大似然法 (ML) 和邻接法 (NJ) 分别构建尖头鲈和董氏须鳅的单倍型系统发育树。3 种方法分析得到的尖头鲈的分子系统发育树拓扑结构基本一致 (图 2)。所有尖头鲈样本聚为一支, 赤水河野外种群、



(图 2, 转接下页)

0.1

Fig. 2 Phylogenetic relationships of haplotypes based on *Cyt b* gene sequences

The numbers above nodes represent Bayesian posterior probability (BI), and maximum likelihood (ML) and neighbor-joining (NJ) bootstrap support, respectively (above 50% are shown). Tip label represent collecting site, haplotype code and Genbank accession number, respectively. Numbers ① and ② represent the wild and the cultivated population of Chishui River, respectively.

人工养殖种群与辽宁杨运种群亲缘关系较近，且 3 种树的支持率很高，分别为 1.00、99%和 99%。3 种方法分析得到的董氏须鳅分子系统发育树拓扑结构也基本一致（图 3）。所有董氏须鳅样本聚为一支，赤水河种群与来自河北、辽宁和内蒙古的种群亲缘关系最近，且支持率较高，分别为 0.99、100%和 100%。

2.4 遗传距离

利用 MEGA7 软件中的 Kimura's 2-Parameter

模型计算赤水河野外种群、人工养殖种群与其他种群之间的遗传距离（表 2）。赤水河野外种群和其他种群之间的遗传距离在 0.000 ~ 0.059 之间，其中，赤水河野外种群和人工养殖种群的遗传距离为 0，与辽宁杨运种群之间遗传距离为 0.003，与辽宁盖州和辽宁什字街种群间的遗传距离分别为 0.021 和 0.019。董氏须鳅不同地理种群间的遗传距离见表 3，赤水河种群和其他种群之间的遗传距离在 0.002 ~ 0.090

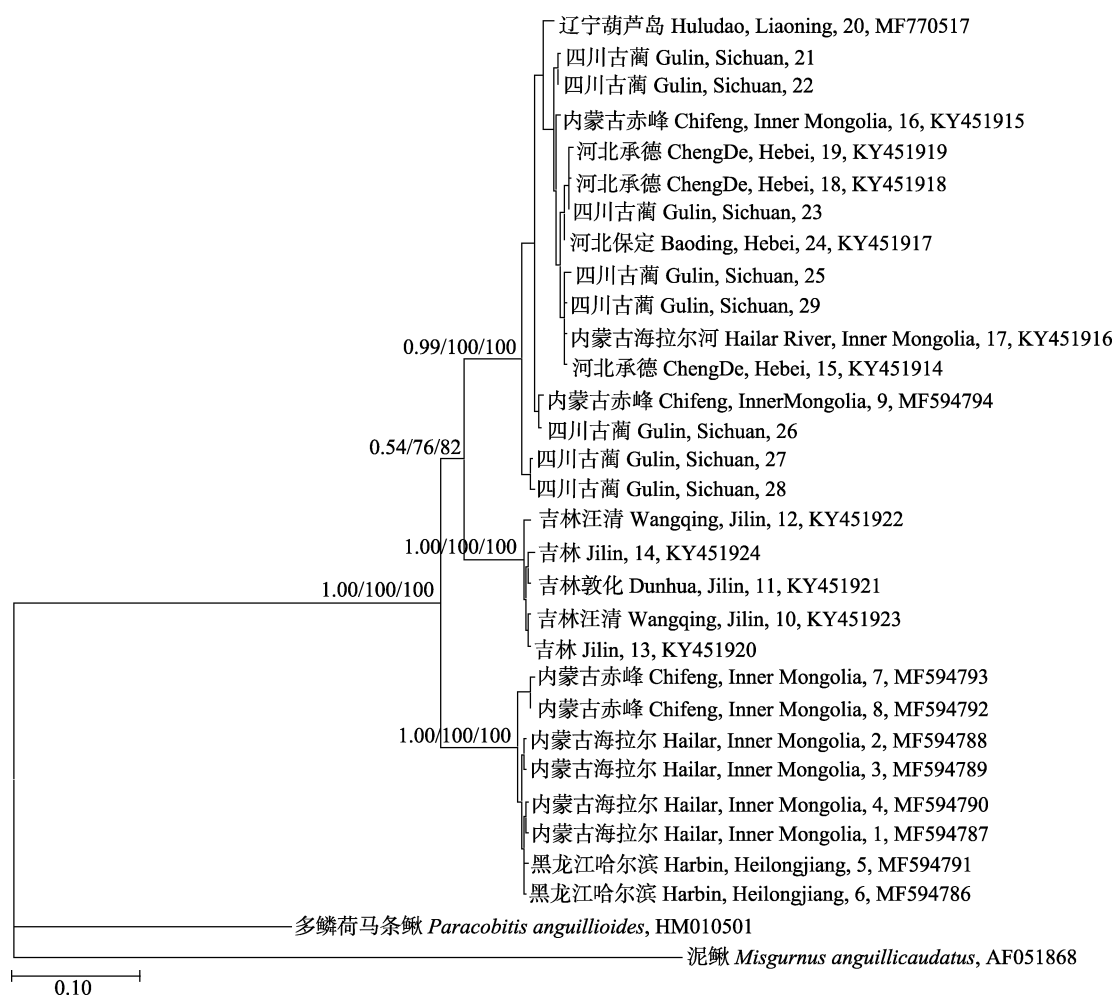


图 3 基于 Cyt b 基因单倍型的董氏须鳅系统发育树

Fig. 3 Phylogenetic relationships of haplotypes based on Cyt b gene sequences

节点处的数值为贝叶斯法 (BI) /最大似然法 (ML) /邻接法 (NJ) 分析的支持率 (仅显示大于 50% 的数据)，支端是采集地及单倍型代码和 GenBank 登录号。

The numbers above nodes represent Bayesian posterior probability (BI), and Maximum likelihood (ML) and Neighbor-joining (NJ) bootstrap support, respectively (above 50% are shown). Tip label represent collecting site, haplotype code and Genbank accession number, respectively.

表 2 基于 Kimura's 2-Parameter 尖头鲈 Cyt b 序列的遗传距离
Table 2 Genetic distances of Cyt b sequences of *Rhynchocypris oxycephalus* base on Kimura's 2-Parameter

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1 赤水河养殖 Chishui River cultivation																							
2 赤水河野外 Chishui River wild	0.000																						
3 广元 Guangyuan	0.054	0.055																					
4 杨运 Yangyun	0.002	0.003	0.059																				
5 什字街 Shenzijie	0.020	0.019	0.051	0.023																			
6 盖州 Gaizhou	0.021	0.021	0.051	0.024	0.001																		
7 灵隐 Lingyin	0.057	0.057	0.072	0.060	0.055	0.054																	
8 安吉 Anji	0.055	0.055	0.068	0.058	0.052	0.052	0.003																
9 奉化 Fenghua	0.053	0.054	0.071	0.057	0.052	0.054	0.025	0.021															
10 嵊州 Shengzhou	0.051	0.052	0.066	0.054	0.048	0.050	0.018	0.014	0.018														
11 大清河 Daqinggu	0.050	0.050	0.068	0.053	0.049	0.051	0.022	0.018	0.004	0.014													
12 开化 Kaihua	0.049	0.048	0.059	0.052	0.047	0.050	0.041	0.037	0.038	0.040	0.037												
13 武义 Wuyi	0.052	0.051	0.060	0.056	0.049	0.051	0.038	0.033	0.035	0.035	0.034	0.009											
14 缙云 Jinyun	0.051	0.051	0.061	0.055	0.049	0.052	0.043	0.038	0.042	0.042	0.041	0.015	0.018										
15 赤壁 Chibi	0.056	0.057	0.076	0.060	0.053	0.055	0.060	0.058	0.063	0.058	0.062	0.062	0.062	0.062									
16 武夷山 Wuyishan	0.054	0.055	0.070	0.057	0.054	0.056	0.061	0.056	0.059	0.055	0.057	0.054	0.051	0.052	0.064								
17 黄山 Huangshan	0.045	0.045	0.063	0.049	0.046	0.047	0.052	0.047	0.054	0.042	0.051	0.046	0.045	0.044	0.063	0.051							
18 歙县 Sexian	0.051	0.052	0.067	0.056	0.053	0.054	0.050	0.047	0.050	0.045	0.047	0.047	0.046	0.045	0.064	0.062	0.018						
19 上饶 Shangrao	0.049	0.049	0.060	0.052	0.048	0.051	0.044	0.039	0.043	0.043	0.042	0.018	0.020	0.008	0.064	0.049	0.043	0.050					
20 婺源 Wuyuan	0.041	0.042	0.062	0.044	0.039	0.041	0.053	0.049	0.052	0.047	0.049	0.051	0.048	0.050	0.059	0.052	0.051	0.051	0.051				
21 佛坪 Fuping	0.058	0.058	0.011	0.063	0.056	0.056	0.073	0.069	0.072	0.067	0.069	0.061	0.064	0.062	0.081	0.070	0.068	0.072	0.061	0.065			
22 嘉陵江 Jialing River	0.052	0.052	0.008	0.057	0.050	0.050	0.069	0.066	0.069	0.064	0.066	0.058	0.061	0.059	0.077	0.068	0.062	0.066	0.058	0.061	0.005		
23 宝鸡 Baoji	0.056	0.056	0.009	0.062	0.053	0.053	0.073	0.069	0.072	0.067	0.069	0.061	0.064	0.062	0.081	0.071	0.066	0.070	0.061	0.063	0.006	0.001	
24 利川 Lichuan	0.058	0.059	0.006	0.062	0.056	0.055	0.074	0.070	0.073	0.067	0.070	0.062	0.063	0.065	0.077	0.069	0.068	0.072	0.062	0.064	0.012	0.011	0.012

表 3 基于 Kimura's 2-Parameter 董氏须鳊 Cyt *b* 序列的遗传距离Table 3 Genetic distances of Cyt *b* sequences of *Barbatula toni* base on Kimura's 2-Parameter

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 古蔺 Gulin												
2 海拉尔河 Hailar river	0.004											
3 保定 Baoding	0.004	0.006										
4 承德 Chengde	0.002	0.003	0.001									
5 内蒙古 Inner Mongolia	0.003	0.005	0.004	0.003								
6 葫芦岛 Huludao	0.009	0.014	0.016	0.013	0.013							
7 赤峰 Chifeng	0.031	0.040	0.044	0.040	0.041	0.036						
8 汪清 Wangqing	0.067	0.075	0.074	0.069	0.075	0.074	0.048					
9 敦化 Dunhua	0.071	0.079	0.078	0.073	0.079	0.078	0.051	0.001				
10 吉林 Jilin	0.069	0.076	0.075	0.070	0.076	0.075	0.049	0.000	0.001			
11 哈尔滨 Harbin	0.090	0.099	0.105	0.100	0.102	0.096	0.007	0.082	0.082	0.082		
12 海拉尔 Hailar	0.090	0.098	0.104	0.100	0.101	0.095	0.006	0.081	0.081	0.081	0.000	

粗体为赤水河董氏须鳊与其他不同地理种群之间遗传距离。

Boldface is the genetic distance between populations from Chishui River *B. toni* and other populations.

之间，赤水河董氏须鳊与河北种群和内蒙古种群之间的遗传距离分别为 0.002 和 0.003。

2.5 未来的潜在分布预测

利用当前尖头鲮和董氏须鳊的分布数据以及环境数据，采用 MaxEnt 软件获得尖头鲮和董氏须鳊的潜在适生区分布结果（图 4）。预测结果表明，尖头鲮目前的潜在适生区主要集中在中国大陆的东部、东南部、东北部以及部分中部地区和西南地区，另外在韩国和日本的大部分地区也有潜在分布。赤水河支流白沙河尖头鲮的采样点位于东经 105°36'00" 北纬 27°57'00"，该位点的适生性概率为 0.620，因此属于中度适生区。此外，白沙河周边也存在较多的适生区。董氏须鳊的潜在分布区主要集中在俄罗斯、蒙古以及我国的东北地区，在西南地区理论上没有其适合生存的区域，出现的概率较小。

3 讨论

3.1 形态差异分析

对体长、尾柄长和尾柄高 3 个形态学指标的分析结果表明，赤水河流域养殖尖头鲮个体大小显著大于野外分布尖头鲮种群。产生这种

差异的原因可能与不同的生存环境相关，养殖种群具有良好的生存环境，稳定而充足的饵料来源，而野外种群饵料缺乏，需要适应不稳定的野外环境。

3.2 遗传距离及遗传多样性分析

基于 Cyt *b* 基因序列分析发现，赤水河尖头鲮野外种群与人工养殖种群亲缘关系最近，遗传距离为 0，且具有 3 个共享单倍型，其次与东北辽宁杨运地点的亲缘关系较近，遗传距离较小，仅为 0.003；赤水河董氏须鳊种群则与河北承德种群间的遗传距离最近，为 0.002，与内蒙古种群之间遗传距离为 0.003，且与河北保定唐河种群具有一个共享单倍型。根据历史文献资料记载，尖头鲮和董氏须鳊均不是赤水河流域的土著物种。综上所述，2018 至 2020 年在赤水河流域采集到的尖头鲮和董氏须鳊很可能是来自东北及其周边地区的人为引种，但在饲养过程中管理不善，造成了逃逸。这进一步证实了走访调查的结果，即赤水河流域的尖头鲮和董氏须鳊是来自东北及其周边地区的外来种。

遗传多样性是生物多样性形成的基础，物种遗传多样性的高低与其对环境的适应能力成

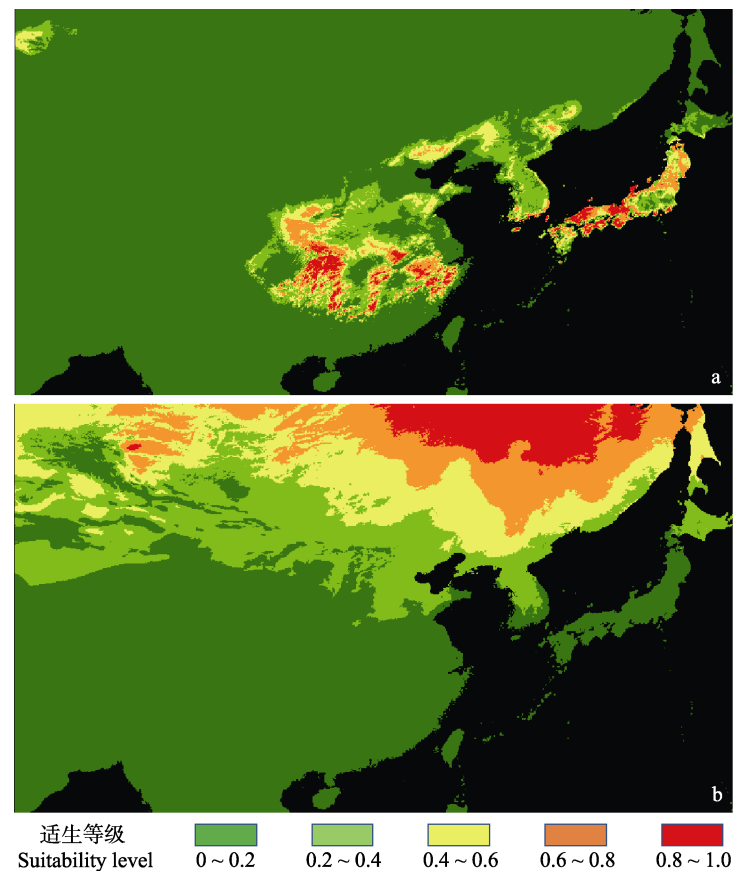


图 4 MaxEnt 模型预测尖头鲈 (a) 和董氏须鳅 (b) 潜在分布区

Fig. 4 Predict of the potential distribution of the *Rhynchocypris oxycephalus* (a) and *Barbatula toni* (b) using MaxEnt

红色为最适生区；橙色和黄色为中度适生区；浅绿色和深绿色为低度和非适生区。
Red indicates the most suitable space; orange and yellow indicate areas of intermediate suitability; dark green and light green indicate areas predicted to be unsuitable for existence.

正比（边力等 2018）。本研究发现，尖头鲈野外种群和人工养殖种群仍然具有较高的单倍型多样性和核苷酸多样性，且均高于辽宁杨运种群（Yu et al. 2014）。被引入的董氏须鳅单倍型多样性略低于内蒙古种群，核苷酸多样性高于内蒙古种群（陈浩 2019），但差异不大。这说明赤水河的尖头鲈和董氏须鳅未产生奠基者效应，暗示这可能与引入种群数量较大相关。

3.3 未来的潜在分布预测分析

利用 MaxEnt 生态位模型分析表明，赤水河流域确实具有尖头鲈的中度适生区，并在其

周围存在较大面积的适生区，说明赤水流域具有其适宜生存的环境条件。但通过预测图发现董氏须鳅的适生区仅存在于我国东北地区，在赤水河流域未发现有适合其生存的区域，这可能与董氏须鳅的分布点数据较少相关。此外，MaxEnt 模型对适生区的预测只是基于物种对基础生态位的需求，即某一物种在理想的生存条件下且不存在其他物种竞争时所占据的最大生态位，只需考虑非生物因素的影响（蔡静芸等 2014）。但在实际的生存环境中，生物因子（如物种之间的相互作用、植被类型、地貌特

征、物种自身扩散能力和土壤类型等)及实际生态位同样会对预测物种的潜在分布产生重要影响(乔慧捷等 2013)。从本研究实际调查的采样点生境来看,水温较低(夏季水温在 14 ℃ 左右),与北方分布点的水温接近,满足了这两种冷水性鱼类对水温的需求。

3.4 种群监测与管理

尖头鲃分布较为广泛,在我国长江、黄河、钱塘江以及辽河流域均有记录(陈宜瑜 1998, 许旺 2013),董氏须鳅主要分布在我国北方地区(Kottelat 2012, Prokofiev 2016),两种均是冷水杂食性鱼类。雷娟(2015)对尖头鲃进行了生物学研究,结果表明,尖头鲃具有较高的饵料多样性和饵料生态位宽度,几乎能够摄食周围环境的所有食物资源,以此适应溪流生态系统多变的环境条件。另外,尖头鲃属于分批产卵,可以避免在一定时间有较大密度的幼鱼,以此获得充足的饵料快速生长,这也是一种在不稳定环境中保证补充群体的适应性策略(Nikolsky 1963)。

从本研究结果来看,尖头鲃和董氏须鳅对赤水河流域生态环境有较好的适应性,并逐渐成为了当地的优势种,占领了一定的生态位并成功建立野外种群,这可能对引入地的生态平衡造成一定的威胁。Declerck 等(2002)发现,比利时某保护区中麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)与两种土著鱼类——欧洲鲃(*Gobio gobio*)和拟鲤(*Rutilus rutilus*)在食物组成上存在明显的重叠,从而使土著种的种群数量急剧减少,甚至消失。在我国云南洱海、滇池和抚仙湖等湖泊,麦穗鱼的入侵也导致了鱼类多样性和土著种资源量的降低。麦穗鱼不仅消耗大量饵料食物,同时还吞食鱼卵,直接损害土著鱼类种群的繁衍(陈银瑞等 1998, Xie et al. 2000),可见外来入侵种对生态系统的威胁极大。从目前的调查研究来看,尖头鲃和董氏须鳅的种群数量较大,生态适应较强,但是否已对当地生态系统产生了不利或有利影响还尚未可知。建议在将来的鱼类群落监测中密切关注

这两个物种的种群动态,提前做好管理预案,以防成为外来入侵种。

致谢 感谢中国科学院水生生物研究所刘飞副研究员、张智、夏治俊,内江师范学院胡鹏老师以及古蔺黄震野外采样工作上的帮助,感谢王雪、沈中源、朱兰、杨婷越、杨萍和高嘉昕在软件使用和数据分析上给与的帮助。

参 考 文 献

- Aljanabi S M, Martinez I. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*, 25(22): 4692–4693.
- Aranda S C, Lobo J M. 2011. How well does presence-only-based species distribution modelling predict assemblage diversity? A case study of the Tenerife flora. *Ecography*, 34(1): 31–38.
- Boubli J P, De Lima M G. 2009. Modeling the geographical distribution and fundamental niches of *Cacajao* spp. and *Chiropotes israelita* in Northwestern Amazonia via a maximum entropy algorithm. *International Journal of Primatology*, 30(2): 217–228.
- Chen H, Zhang H, Chen Y X. 2019. A review of the *Barbatula loaches* (Teleostei: Nemacheilidae) from North-Eastern China, with the description of four new species. *Zootaxa*, 4565(1): 1–36.
- Declerck S, Louette G, Bie T D, et al. 2002. Patterns of diet overlap between populations of non-indigenous and native fishes in shallow ponds. *Journal of Fish Biology*, 61(5): 1182–1197.
- Doadrio I, Carmona J A, Machordom A. 2002. Haplotype diversity and phylogenetic relationships among the Iberian barbels (*Barbus*, Cyprinidae) reveal two evolutionary lineages. *Journal of Heredity*, 93(2): 140–147.
- Galtier N, Gouy M, Gautier C. 1996. SEAVIEW and PHYLOWIN: Two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. *Computer Applications in the Biosciences*, 12(6): 543–548.
- Gozlan R E, Britton J R, Cowx I, et al. 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, 76(13): 751–786.

- Guisan A, Petitpierre B, Broennimann O, et al. 2014. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in Ecology&Evolution*, 29(5): 260–269.
- Hijmans R J, Guarino L, Bussink C, et al. 2012. DIVA-GIS. Version. 7.3. [CP/OL]. [2020-09-27]. <http://www.diva-gis.org>.
- Huelsenbeck J P, Ronquist F. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17(8): 754–755.
- Kottelat M. 2012. Conspectus cobitidum: An inventory of the loaches of the world (Teleostei: Cypriniformes: Cobitoidei). *The Raffles Bulletin of Zoology*, 26(6): 1–199.
- Liu C R, Berry P M, Dawson T P, et al. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28(3): 385–393.
- MacArthur R H. 1972. *Geographical Ecology*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, et al. 2000. Biotic invasions: cause, Epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3): 689–710.
- Negga H E. 2007. Predictive modelling of amphibian distribution using ecological survey data: a case study of Central Portugal. Enschede: Ph. D. Thesis, International Institute for Geo-Information Science and Earth Observation.
- Nikolsky G V. 1963. *The Ecology of Fishes*. London: Academic Press, 1–353.
- Peterson A T, Ortega-Huerta M A, Bartley J, et al. 2002. Stockwell Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, 416(6881): 626–629.
- Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3): 231–259.
- Prokofiev A M. 2016. Redescription and systematic position of nominal loach species *Nemacheilus compressirostris* and *N. sibiricus* (Nemacheilidae). *Journal of Ichthyology*, 56(4): 488–497.
- Shuai F M, Lek S, Li X H, et al. 2018. Biological invasions undermine the functional diversity of fish community in a large subtropical river. *Springer International Publishing*, 20(10): 2981–2996.
- Thompson J D, Gibson T J, Plewnink F. 1997. The Clustal X windows interface: flexible strategies for multiple sequences alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, 25(24): 4876–4882.
- Xie S, Cui Y, Zhang T, et al. 2000. Seasonal patterns in feeding Ecology of three small fishes in the Biandantang Lake, China. *Journal of Fish Biology*, 57(4): 867–880.
- Yan Y Z, Xiang X Y, Chu L, et al. 2011. Influence of local habitat and stream spatial position on fish assemblages in adammed watershed, the Qingyi Stream, China. *Ecology of Freshwater Fish*, 20(2): 199–208.
- Yu D, Chen M, Tang Q Y, et al. 2014. Geological events and Pliocene climate fluctuations explain the phylogeographical pattern of the cold water fish *Rhynchocypris oxycephalus* (Cypriniformes: Cyprinidae) in China. *Bmc Evolutionary Biology*, 14(1): 225.
- Yu D, Chen M, Zhou Z C, et al. 2013. Global climate change will severely decrease potential distribution of the East Asian coldwater fish *Rhynchocypris oxycephalus* (Actinopterygii, Cyprinidae). *Hydrobiologia*, 700(1): 23–32.
- Zank C, Becker F G, Abadie M, et al. 2014. Climate change and the distribution of Neotropical Red-Bellied Toads (*Melanophryniscus*, Anura, Amphibia): How to prioritize species and populations? *PLOS One*, 9(4): e94625.
- 边力, 王鹏飞, 陈四清, 等. 2018. 基于线粒体 Cyt b 基因序列的绿鳍马面鲈 6 个野生群体的遗传结构分析. *中国水产科学*, 25(4): 827–836.
- 蔡静芸, 张明明, 栗海军, 等. 2014. 生态位模型在物种生境选择中的应用研究. *经济动物学报*, 18(1): 47–52.
- 曹文宣, 陈宜瑜, 武云飞, 等. 1981. 裂腹鱼类的起源和演化及其与青藏高原隆起的关系. 北京: 科学出版社, 118–130.
- 陈浩. 2019. 东北及华北地区须鳅属鱼类系统学及生物地理学研究. 河北: 河北大学硕士学位论文.
- 陈宜瑜, 乐佩琦, 何舜平, 等. 1998. 中国动物志: 硬骨鱼纲 鲤形目(中卷). 北京: 科学出版社.
- 陈银瑞, 杨君兴, 李再云. 1998. 云南鱼类多样性和面临的危机. *生物多样性*, 6(4): 272–277.
- 黄真理. 2003. 论赤水河流域资源环境的开发与保护. *长江流域资源与环境*, 12(4): 332–339.
- 鞠瑞亭, 李慧, 石正人, 等. 2012. 近十年中国生物入侵研究进展. *生物多样性*, 20(5): 581–611.

- 雷娟. 2015. 四川省老河沟公益型保护区溪流调查和尖头𩚰生物学研究. 武汉: 中国科学院水生生物研究所博士学位论文.
- 刘飞, 刘定明, 袁大春, 等. 2020. 近十年来赤水河不同江段鱼类群落年际变化特征. 水生生物学报, 44(1): 122–132.
- 陆庆光, 干海珠. 2001. 世界 100 种恶性外来入侵生物. 世界环境, 4: 42–43, 49.
- 乔慧捷, 胡军华, 黄继红. 2013. 生态位模型的理论基础、发展方向与挑战. 中国科学: 生命科学, 43(11): 915–927.
- 王文剑, 储玲, 司春, 等. 2013. 秋浦河源国家湿地公园溪流鱼类群落的时空格局. 动物学研究, 34(3): 417–428.
- 吴昊, 丁建清. 2014. 入侵生态学最新研究动态. 科学通报, 59(6): 438–448.
- 吴金明, 赵海涛, 苗志国, 等. 2010. 赤水河鱼类资源的现状与保护. 生物多样性, 18(2): 162–172.
- 许旺. 2013. 鲤科大吻鲃属鱼类的分子系统发育关系与我国东部地区冷水性淡水鱼类的亲缘生物地理. 上海: 复旦大学博士学位论文.
- 杨君兴. 1996. 云南外来鱼类和土著鱼类: 影响的方式和程度及相关问题研究 // 汪松. 保护中国的生物多样性. 北京: 中国环境科学出版社, 129–138.