



本科生毕业论文（设计）存档资料

题 目：	鮎亚科刺鮎属、中鮎属及鮎属		
	的系统发育关系研究		
院 系：	生命科学学院		
专 业：	生态学		
姓 名：	蒲元舒		
学 号：	14307110417		
指导教师：	傅萃长	职称：	教授
单 位：	复旦大学生命科学学院		

2018 年 6 月 12 日

说 明

1. 本科毕业论文（设计）（以下统称“毕业论文”）是本科教学的重要环节，是培养学生将所学基础知识和基本技能综合用于学术或生产实践的初步训练，是培养和提高学生分析问题和解决问题能力，实现教学、科学研究和生产实践相结合的重要途径，是相关专业本科学生毕业和授予学士学位的必要条件。院系应根据《**复旦大学关于本科毕业论文（设计）工作若干规定**》（**复旦学院 2018 年 5 月 21 日全文发布**）要求修订院系《本科毕业论文（设计）管理办法》，加强学术诚信和学术道德教育，规范过程管理，强化学术规范训练；指导教师、学生应依照学校和院系毕业论文相关规定的要求做好各项工作。
2. 完成毕业论文（设计）的基本程序包括：选题、开题、过程指导、论文撰写、答辩及成绩评定、制档保存等。
3. 毕业论文基本要素一般包括：封面、目录、中英文摘要、关键词、引文、正文、注释、参考文献、后记或致谢等，写作规范、工作量（字数）要求、排版要求依照院系《本科毕业论文（设计）工作管理办法》相关规定执行。
4. 答辩前院系须利用查重软件对每篇论文进行学术规范检查，并向答辩委员会（小组）提供论文相重性检测报告。学校另有规定的除外。
5. 院系负责下设本科专业毕业论文所有相关资料的保管，电子版应永久保存，书面版应至少保存三年。除涉密等特殊情况外，院系保管的毕业论文应准许本校师生查阅。
6. 作为学生学习记载的重要档案记录之一，毕业论文存档资料的所有项目必须用钢笔（碳素或蓝黑墨水）填写，或者与原件相符的打印或印刷件存档，其中印章和签名必须是原件。

存档资料目录

1. 本科毕业论文（设计）开题报告（纸质版及电子版）
2. 本科毕业论文（设计）教师指导记录表（纸质版）
3. 本科毕业论文（设计）中期检查记录（纸质版，非必须）
3. 本科毕业论文（设计）正本（纸质版及电子版）
4. 本科毕业论文（设计）撰写人诚信承诺（纸质版及电子版）
5. 本科毕业论文（设计）指导教师独立性审查承诺、指导教师评语、答辩委员会（小组）评语、学分和成绩（纸质版及电子版）
6. 本科毕业论文（设计）查重检测报告（纸质版及电子版）

论文开题报告

姓名	蒲元舒	学号	14307110417
所在院系	生命科学院, 生态与进化生物学系	专业	生态学
指导教师	傅草长	职称	教授
校外(或本校外院系)指导教师及其所属单位	无	职称	无
论文题目	我国狗属 ^{鱼类} 系统发育与生物地理学研究		

选题的意义及论文大纲:

选题意义:

研究对象狗属鱼类,是鲤科狗亚科中分布最广,种数最多的属,它不仅在中国广泛分布,更是狗亚科中唯一跨欧亚大陆分布的属。然而目前国内外有关狗属鱼类的研究大都局限在亚洲或欧洲内部做局部讨论,一些国内外研究对个别物种的谱系关系的阐述还出现了分歧,对狗属鱼类整体分布格局中包含的系统发育关系探讨甚少,对造成这种分布格局的生物地理学成因更加不明。

基于以上研究背景,本科研计划试图理清狗属鱼类的系统发育关系,进行物种界定并确定物种分化时间点,然后结合地理学资料分析,阐明狗属鱼类的进化历史。这些科研成果一方面将有助于增进我们对物种形成机制的理解与认识,为后续科学研究提供有效案例和依据,另一方面将帮助我们更加了解狗属鱼类中不同种的生态价值,为监管部门提供科学、合理的保护管理意见。

论文大纲:

第一章: 前言

介绍钩属鱼类的总体地理分布、生活史特征、现有分类情况^{以及}~~历史~~分类历史。综述现有的国内外钩属鱼类研究成果, 提出本研究的科学问题、假设及研究内容。简单介绍本研究所的方法学过程及研究结果。

第二章: 材料与方法

1. 物种取样与分子标记
2. DNA提取
3. PCR扩增和测序
4. 序列对位和杂合子位点解析
5. 系统发育重建
6. 分化时间估算
7. 形态学特征的计数与测量

第三章: 研究成果

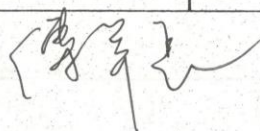
1. 系统发育分析
2. 分子证据基础的分化时间估算
3. 形态特征比较

第四章: 讨论

1. ~~钩属~~ 钩属鱼类的分类
2. 钩属鱼类的系统发育关系
3. 钩属鱼类的生物地理学探讨。

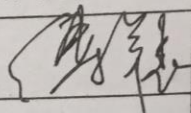
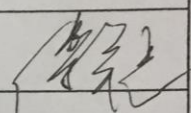
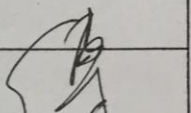
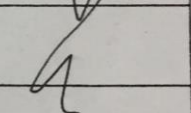
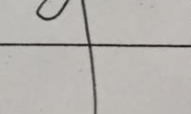
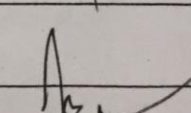
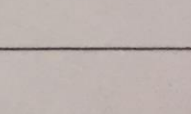
研究进度及具体时间安排			
起止日期		主要研究内容	
2017.7 ~ 2017.8		获取所有钩属鱼类分布物种的标本, 提取DNA	
2017.9 ~ 2017.10		扩增已获取钩属鱼类 的 ^{基因} 标本的3个线粒体、5个核基因	
2017.11 ~ 2017.12		对已获得分子数据的标本进行形态学测量.	
2018.1 ~ 2018.2		数据分析—重建钩属系统发育, 估计分化时间	
2018.3 ~ 2018.4		完善数据分析, 进行论文写作.	
指导教师对开题报告的意见 本研究通过全面取样我国钩属鱼类的样品, 运用多基因作为分子标记, 将首次揭示我国钩属鱼类的系统发育关系, 对钩属鱼类的生物多样性保护具有科学意义。目前已完成样品取样与分子标记的获取, 依据进度, 能如期完成一篇学位论文。			
学分		2	成绩
			P

指导教师签名:



年 月 日

论文检查情况记录

学生姓名	蒲元舒	学号	14307110417
指导教师对学生论文指导过程记录			
时间	讨论内容(包括存在的问题和改进措施)	指导教师签名	
2017.8.27	预实验—引物选择及基因扩增方案制定(实验室内已有引物匹配度不够好的,建议自行使用全序列模板设计专门针对钩属的扩增引物)		
2017.9.29	正式使用的虫囊个体选择(现行编号及DNA标本编号不够清晰统一,改进措施为确定好研究最终使用个体后,统一将所有编号整理更改为最新版) 由于选用预实验中个体已含中钩,刺钩属物种混在比以作文献图。		
2017.10.10	根据实验室原有标准及新增参考文献确定形态学测量方案(参考查阅文献后新增的可量特征及有细节改进的测量标准应及时总结归纳为文档,并与同时进行形态学测量工作的师姐及时沟通,保持一致)		
2017.11.13	序列校对方法(初步建立的校对方法不够清晰明确,作为依据链和参考的已有研究的材料方法太少,建议进一步查阅文献,量化数据校对的标准)		
2018.1.29	数据分析流程(已进行完毕的分析过程要及时总结归纳成文档,避免后期论文写作时无依据;时间树构建流程的每一步操作应弄明白原因何在)		
2018.3.14	增加线粒体基因ND5(线粒体单倍型数据集初步分析结果不够理想,建议自行尝试增减产生关键影响的基因再次分析,经过比较分析后最终确定选用的线粒体基因)		
2018.4.18 (中期检查)	论文写作方法与规则(前期文献阅读不够,对新近发展的相关研究工作未及时跟进与了解,建议论文先尝试写作前言部分,将所有相关文献与研究系统全面地阅读梳理一遍,理清本研究整体思路与逻辑,然后依次完成材料方法、研究成果、讨论和摘要部分的撰写)		

復旦大學

本科毕业论文



论文题目： 鮟亚科刺鮟属、中鮟属及鮟属的系统发育关系研究

学生姓名： 蒲元舒 学 号： 14307110417

所属院系： 生命科学学院

所属专业： 生态学

指导教师： 傅萃长 职 称： 教授

所在单位： 复旦大学生命科学学院

日 期： 2018 年 6 月 12 日

鮡亚科刺鮡属、中鮡属及鮡属的系
统发育关系研究

Phylogeny of the Genus
Acanthogobio*, *Mesogobio* and *Gobio
of the subfamily Gobioninae

完成人

蒲元舒

指导小组成员

傅萃长 教授

目 录

摘要	I
Abstract	II
一、前 言	1
1.1 刺鮟属、中鮟属及鮟属物种信息	1
1.1.1 刺鮟属物种信息	1
1.1.2 中鮟属物种信息	1
1.1.3 鮟属物种信息	2
1.2 刺鮟属、中鮟属及鮟属分类历史	7
1.2.1 刺鮟属分类历史	7
1.2.2 中鮟属分类历史	7
1.2.3 鮟属分类历史	8
1.3 刺鮟属、中鮟属及鮟属系统发育研究	10
1.4 立项依据	10
二、材料与方 法	12
2.1 物种取样与分子标记选择	12
2.2 分子数据集准备——序列获取、校对与杂合位点解析	19
2.3 系统发育关系重建	19
2.4 分化时间估算	20

2.5 形态学特征计数、测量与统计分析	20
三、研究结果	23
3.1 系统发育关系重建	23
3.1.1 基于多位点联合核基因的系统发育关系	23
3.1.2 基于线粒体单倍型的系统发育关系	23
3.2 分化时间估算	24
3.3 形态学分析	38
四、讨 论	39
4.1 分类厘定	39
4.2 正在发生的边域物种形成	40
4.3 刺魮属与魮属间的线粒体袭夺	41
4.4 研究意义与研究展望	41
参考文献	43
致谢	46

摘要

刺鮡属 *Acanthogobio* Herzenstein 1892、中鮡属 *Mesogobio* Bănărescu & Nalbant 1973 和鮡属 *Gobio* Cuvier 1816 均隶属于鲤科 Cyprinidae 鮡亚科 Gobioninae 鱼类，三者亲缘关系紧密，地理分布区域也有所重叠，其中鮡属是鮡亚科种数最多、分布最广的属，也是唯一一个横跨欧亚大陆均有分布的属。刺鮡属、中鮡属和鮡属鱼类许多物种的分类地位都处于长期争议之中，对中国鮡属鱼类的系统发育关系研究少而不全，且大多仅使用到线粒体基因。为了解析中国刺鮡属、中鮡属及鮡属鱼类的系统发育关系并做出清晰的分类学厘定，本研究全面采集到了它们的所有中国物种，进行了基于 3 个线粒体基因与 4 个核基因数据的系统发育分析、形态特征测量以及基于化石资料的谱系分化时间估算。研究结合系统发育分析与形态学分析，对三属鱼类做出了详细的分类厘定，认为中鮡属为鮡属的同物异名，刺鮡属为一有效独立属，此外还获得了一个鮡属新物种，并重新界定了 5 个物种及相关同物异名的分类地位。同时，研究结果还揭示了刺鮡属线粒体被鮡属物种棒花鮡袭夺的现象，发现了棒花鮡谱系中正在发生的典型边域性物种形成过程。该项研究在实践中为这三属鱼类的生物多样性及遗传资源的保护管理提供了科学依据，在科研上则为进一步对物种形成机制或生物多样性维持机制的研究提供了重要案例与基础。

关键词：刺鮡属，中鮡属，鮡属，系统发育，线粒体袭夺

Abstract

Freshwater fishes *Acanthogobio* Herzenstein 1892, *Mesogobio* Bănărescu & Nalbant 1973 and *Gobio* Cuvier 1816 are three closely related genera of subfamily Gobioninae (Cyprinidae), in terms of both phylogeny and distribution ranges. Remarkably, *Gobio* is the most diverse genus of subfamily Gobioninae and also the only one to be distributed across Eurasia while others are restricted to Asia. In taxonomy, previous studies have been in long-term controversy about the species delimitation of the three genera. In phylogeny, the wide range and high biodiversity of European *Gobio* fishes make them one of the major concern of ichthyologists. However, biogeographical discussion and molecular methods are quite lack, especially for Chinese species, half of which haven't been phylogenetically researched. In this thesis, all Chinese species of the three genera were collected and analyzed. This thesis aims to clarify the phylogeny of *Acanthogobio*, *Mesogobio* and *Gobio*, using three mitochondrial genes and four nuclear genes. Species were delimited based on both phylogeny and morphology. Divergence dates were calculated calibrated by fossil records. Results of species delimitation suggest the genus *Acanthogobio* to be valid but the genus *Mesogobio* is a synonym of genus *Gobio*. A new species of genus *Gobio* was found, and other 5 species and relative synonyms are also re-delimited. Moreover, mitochondrial introgression was found between the Genus *Acanthogobio* and *Gobio*. Typical on-going peripatric speciation was revealed in the *Gobio rivuloides* lineage. For practical application, this thesis provides a scientific reference for reservation of biodiversity and genetic resources of these fishes. For scientific research, we offer an important basis for further research of the formation and maintenance mechanism of biodiversity.

Key words: *Acanthogobio*, *Mesogobio*, *Gobio*, phylogeny, mitochondrial introgression

一、前言

1.1 刺鮡属、中鮡属及鮡属物种信息

鮡属 (*Gobio* Cuvier 1816) 鱼类 (图 1-1), 隶属于鲤形目 Cypriniformes、鲤科 Cyprinidae、鮡亚科 Gobioninae, 是该亚科中种数最多、分布最广的一个属, 也是唯一一个横跨欧亚大陆均有分布的属。其分布地西至西班牙和不列颠群岛、东抵中国三江平原^[1]、以欧洲为中心广布于东亚、中亚、小亚细亚、西伯利亚、外高加索和伊朗北部^[2]。该属鱼类主要生存于淡水溪流底层生境^{[2][4]}, 少数亦适应静水和咸水生境^{[1][4]}。鮡属鱼类体型中小, 圆筒型或略侧扁, 成鱼体长在 30-150mm 间^[2]; 喜食底栖动物与少量藻类和腐屑, 多为动物食性^{[4][5][6]}; 2-4 龄性成熟, 产卵期多集中在 5-6 月^{[4][7]}。同样隶属于鲤形目 Cypriniformes、鲤科 Cyprinidae、鮡亚科 Gobioninae 的刺鮡属 *Acanthogobio* Herzenstein 1892 与中鮡属 *Mesogobio* Bănărescu & Nalbant 1973 均与鮡属亲缘关系非常相近, 地理分布区域也分别与鮡属有所重叠。

1.1.1 刺鮡属物种信息

刺鮡属仅含一个物种刺鮡 *Acanthogobio guentheri* Herzenstein 1892, 模式地为中国黄河和西宁河, 分布于中国黄河水系上游。乐佩琦根据背鳍最后一根不分支鳍条是否为硬刺区分刺鮡与鮡属^[2]。

1.1.2 中鮡属物种信息

中鮡属包括模式种中鮡 *Mesogobio lachneri* Bănărescu & Nalbant 1973 和图们江中鮡 *Mesogobio tumenensis* Chang 1980 两个物种。中鮡模式地与分布地均为鸭绿江水系; 图们江中鮡模式地为吉林省合龙市、延吉市等, 分布于图们江水系。乐佩琦根据有无上下颌明显的角质缘与唇部细小乳突区分中鮡属与鮡属^[2]。



图 1-1 六种鮡属鱼类原色照
Figure 1-1 Photographs of six *Gobio* species

1.1.3 鮡属物种信息

鮡属模式种为 *Gobio gobio* (Linnaeus 1758)。根据 Eschmeyer 等^[8]与乐佩琦^[2]，目前鮡属鱼类下有 45 个有效种。中国分布区仅限北方，自黑龙江至黄河，包括新疆额尔齐斯河水系^[2]，共计 12 个有效种，其中 8 个为中国特有种，包括：

A、国内分布：

- 1) 尖鳍鮡 *Gobio acutipinnatus* Men'shikov, 1939: 模式地为哈萨克斯坦额尔齐斯河流域玛尔喀库里湖，分布于俄罗斯、蒙古、哈萨克斯坦及中国额尔齐斯河水系
- 2) 似铜鮡 *Gobio coriparoides* Nichols 1925: 模式地为山西宁武、岢岚、静乐，分布于中国黄河水系
- 3) 犬首鮡 *Gobio cynocephalus* Dybowski 1869: 模式地为俄罗斯西伯利亚阿穆尔

河流域的鄂嫩河与音果达河，分布于蒙古，俄罗斯及中国黑龙江、辽河水系同物异名：

- *Gobio liaoensis* Mori 1927: 模式地为中国辽河太子河
- 4) 抚顺鮡 *Gobio fushunensis* Xie, Li & Xie 2007: 模式地与分布地均为中国抚顺浑河水系
- 5) 黄河鮡 *Gobio huanghensis* Luo, Le & Chen 1977: 模式地为中国甘肃兰州，分布于中国黄河水系中上游
- 6) 凌源鮡 *Gobio lingyuanensis* Mori 1934: 模式地为中国辽宁凌源大凌河，分布于中国大凌河、滦河及松花江
- 7) 大头鮡 *Gobio macrocephalus* Mori 1930: 模式地为韩国开宁，分布于俄罗斯、韩国和中国图们江水系
- 8) 南方鮡 *Gobio meridionalis* Xu 1987: 模式地为中国河南灵宝，分布于中国黄河中游
- 9) 棒花鮡 *Gobio rivuloides* Nichols 1925: 模式地为中国山西娘子关，分布于中国海河、黄河、滦河、大凌河水系

同物异名：

- *Saurogobio drakei brevicaudus* Tchang & Shaw 1931: 模式地为中国北京三家店
- *Gobio shansiensis* Bănărescu & Nalbant 1966: 模式地为中国山西娘子关黄河水系
- 10) 高体鮡 *Gobio soldatovi* Berg 1914: 模式地为阿穆尔河 Chepchiki channel 段，分布于蒙古、俄罗斯、库页岛及中国黑龙江、辽河水系

同物异名：

- *Gobio gobio tungussicus* Borisov 1928: 模式地为俄罗斯日甘斯克勒拿河
- 11) 细体鮡 *Gobio tenuicarpus* Mori, 1934: 模式地为河北兴隆，分布于中国黑龙江、滦河水系
- 12) 张氏鮡 *Gobio tchangi* Li 2015: 模式地为甘肃兰州，分布于中国黄河水系、辽河上源、大凌河、滦河及潮白河

B、国外分布：

- 13) 奥弗涅鮡 *Gobio alverniae* Kottelat & Persat 2005: 模式地为法国上卢瓦尔省 Stream Ance du Nord at Le Galy, Tirange commune, 分布于法国上卢瓦尔河, 多尔多涅河, 洛特河和塔恩河流域
- 14) *Gobio artvinicus* Turan, Japoshvilib, Aksu & Bektaş 2016: 模式地为土耳其的阿尔特温省, 咸海, 乔鲁赫河的支流, 黑海流域, 分布于土耳其乔鲁赫河及黑海流域的西高加索山脉地区
- 15) *Gobio baliki* Turan, Kaya, Bayçelebi, Aksu & Bektaş 2017: 模式地为土耳其迪兹杰省卡伊纳什勒 Stream Asar, 40°46'52"N, 31°16'37"E, 分布于土耳其黑海流域南部 Büyük Melen drainage
- 16) 贝谢湖鮡 *Gobio battalgilae* Naseka, Erk'akan & Küçük 2006: 模式地为土耳其贝伊谢希尔湖流域北部 Eyilikler dere, 分布于土耳其贝伊谢希尔湖流域
- 17) 顿河鮡 *Gobio brevicirris* Fowler 1976: 模式地为俄罗斯和乌克兰的多个地点, 分布于俄罗斯和乌克兰的顿河流域
- 18) 爱琴海鮡 *Gobio bulgaricus* Drensky 1926: 模式地为保加利亚马尔差河, 分布于土耳其、保加利亚、希腊和马其顿爱琴海流域
- 19) 喀尔巴阡鮡 *Gobio carpathicus* Vladykov 1925: 模式地为(前)捷克斯诺伐克境内提萨河, 乌克兰境内多瑙河, 分布于提萨河、多瑙河流域
- 20) *Gobio caucasicus* Kamensky 1901: 模式地为俄罗斯北高加索山脉地区的波德库莫克河和苏拉克河; 格鲁吉亚的里奥尼河, 分布于黑海流域
- 21) 塞萨里鮡 *Gobio feraeensis* Stephanidis 1973: 模式地为希腊塞萨里韦莱斯蒂诺 Kefalovrysson [fountain], 分布于希腊塞萨里的皮尼奥斯河及卡拉湖流域
- 22) 鮡 *Gobio gobio* (Linnaeus 1758): 模式地为德国艾托尔夫城莱茵河流域锡格河, 分布于欧洲和亚洲西北地区

同物异名:

- *Gobio gobio albanicus* Oliva: 模式地为阿尔巴尼亚 Kiri River
- *Gobio gobio balcanicu* Dimovski & Grupche 1977: 模式地为南斯拉夫瓦尔达尔河及其支流
- *Gobio fluviatilis* Fleming 1828: 模式地为欧洲
- *Gobio fluviatilis* Cuvier & Valenciennes 1842: 模式地为欧洲

- *Cobitis fundulus* Wulff 1765: 模式地为德国普鲁士
 - *Gobio latus* Anikin 1905: 模式地为吉尔吉斯斯坦伊塞克湖 Ulachol River 河口
 - *Gobio gobio lutescens* De Filippi 1844: 模式地为北意大利伦巴第
 - *Gobio gobio muresia* Jászfalusi 1951: 模式地为匈牙利提萨河水系: 穆列什河
 - *Gobio gobio nikolskyi* Turdakov & Piskarev 1955: 模式地为乌兹别克斯坦: 阿姆河
 - *Gobio gobio saramaticus* Berg 1949: 模式地为乌克兰德涅斯特河&西布格河
 - *Gobio saxatilis* Koch 1840: 模式地无记录
 - *Gobio venatus* Bonaparte 1839: 模式地为意大利皮埃蒙特 Savena River
 - *Gobio vulgaris* Gistel 1848: 模式地无记录
- 23) *Gobio gymnotethus* Ladiges 1960: 模式地为土耳其尼第 Kizilcak creek, 分布于土耳其图兹湖流域东部
- 24) 赫蒂鮡 *Gobio hettitorum* Ladiges 1960: 模式地为土耳其卡拉曼省 Gök dere, 分布于土耳其图兹湖流域南部
- 25) 里海鮡 *Gobio holurus* Fowler 1976: 模式地为俄罗斯车臣共和国格罗兹尼 Sunsha River 的支流 Martan and Tschernorjetschje, 分布于里海流域西部的库马河、捷列克河、苏拉克河流域
- 26) 流溪鮡 *Gobio insuayanus* Ladiges 1960: 模式地为土耳其吉汉贝伊利市 Insuyu creek, 分布于土耳其图兹湖流域西部
- 27) *Gobio intermedius* Battalgil 1944: 模式地为土耳其西部中心 Vilâyet Afyon Karahisar: Eber Lake, 分布于土耳其艾贝尔湖及阿克湖流域
- 28) *Gobio kizilirmakensis* Turan, Japoshvilib, Aksu & Bektaş 2016: 模式地为土耳其克泽尔河流域 40°48'N, 32°53'E, 分布于土耳其黑海流域南部地区克泽尔河
- 29) 瓦尔纳鮡 *Gobio kovatschevi* Chichkoff 1937: 模式地为东保加利亚 Provadiiska River 入黑海口, 分布于保加利亚东南部 Provadiiska River (在瓦尔纳附近入

黑海)

- 30) 克拉门鳉 *Gobio krymensis* Bănărescu & Nalbant 1973: 模式地为乌克兰克里米亚: Alma and Kacha rivers, 分布于乌克兰克里米亚南部地区
- 31) 库班鳉 *Gobio kubanicus* Vasil'eva 2004: 模式地为俄罗斯库班河 The Psekups, settlement Finagoriiskoe, 分布于俄罗斯库班河流域
- 32) *Gobio lepidolaemus* Kessler 1872: 模式地为乌兹别克斯坦泽拉夫尚河流域和塔吉克斯坦列宁纳巴德锡尔河, 分布于咸海流域的乌兹别克斯坦, 塔吉克斯坦, 吉尔吉斯斯坦, 哈萨克斯坦, 伊朗
- 33) 伊比利亚鳉 *Gobio lozanoi* Doadrio & Madeira 2004: 模式地为西班牙塞戈维亚的杜罗河流域的爱雷斯马河, 分布于伊比利亚半岛和法国南部
- 34) 土耳其鳉 *Gobio maeandricus* Naseka, Erk'akan & Küçük 2006: 模式地为土耳其代尼兹利省曼德列斯河谷不予克河, 分布于土耳其曼德列斯河谷
- 35) *Gobio microlepidotus* Battalgil 1942: 模式地为土耳其安纳托利亚南部贝伊谢希尔湖, 分布于土耳其贝伊谢希尔湖
- 36) *Gobio nigrescens* (Keyserling 1861) : 模式地为阿富汗赫拉特省哈里河, 分布于哈里河(阿富汗、土库曼斯坦、伊朗)
- 37) 多瑙河鳉 *Gobio obtusirostris* Valenciennes 1842: 模式地为德国慕尼黑, 分布于多瑙河流域和奥德拉河, 克罗地亚及斯洛文尼亚伏尔加河也有引进
- 38) 朗格多克鳉 *Gobio occitaniae* Kottelat & Persat 2005: 模式地为法国拉图德弗朗克阿格利河下游, 分布于法国南部至西班牙北部
- 39) 奥赫里德鳉 *Gobio ohridanus* Karaman 1924: 模式地为马其顿共和国奥赫里德湖, 分布于马其顿共和国和阿尔巴尼亚的奥赫里德湖
- 40) 萨卡里河鳉 *Gobio sakaryaensis* Turan, Ekmekçi, Luskova & Mendel 2012: 模式地为土耳其比莱吉克省 Tozman Stream, 40°04'N, 30°30'E, 分布于土耳其 Tozman Stream and 萨卡里亚河
- 41) 乌克兰鳉 *Gobio sarmaticus* Berg 1949: 模式地为乌克兰德涅斯特河支流南布格河和第聂伯河, 分布于乌克兰德涅斯特河下游、南布格河水系和第聂伯河下游

同物异名:

- *Gobio gobio carpathicus sarmaticus* natio Slastenenk 1934: 模式地为乌克兰德涅斯特河、南布格河和第伯聂河的支流
 - 42) 西伯利亚鮡 *Gobio sibiricus* Nikolskii 1936: 模式地为俄罗斯西西伯利亚叶尼塞河、鄂毕河上游流域的哈萨克斯坦努拉河，分布于蒙古、俄罗斯、哈萨克斯坦
 - 43) 斯库台鮡 *Gobio skadarensis* Karaman 1937: 模式地为黑山共和国、阿尔巴尼亚：斯库台湖，分布于黑山共和国、阿尔巴尼亚：斯库台湖流域
 - 44) *Gobio tauricus* Vasil'eva 2005: 模式地为克里米亚 Chornaya River，分布于克里米亚：Chornaya River
- 同物异名：
- *Gobio delyamurei* Freyhof & Naseka 2005: 模式地为乌克兰克里米亚 River Chornaya, 44°32'41"N, 33°39'54"N
- 45) 伏尔加河鮡 *Gobio volgensis* Vasil'eva, Mendel, Vasil'ev, Lusk & Lusková 2008: 模式地为俄罗斯莫斯科州鲁扎市莫斯科河，分布于芬兰及俄罗斯

1.2 刺鮡属、中鮡属及鮡属分类历史

1.2.1 刺鮡属分类历史

刺鮡长期未曾受过分类争议，直到近年来，Yang 等发现刺鮡基于线粒体基因的系统发育位置杂糅在鮡属内部^[9]，并指出此结果既可能由于刺鮡实际不成为独立谱系，也可能由于刺鮡与鮡属间存在线粒体袭夺。Tang 等使用 Yang 等的序列再次分析并提出将刺鮡划归鮡属^[10]。然而由于核基因分析的缺乏，Tang 的结论尚存争议，刺鮡属的有效性还需要更多证据才能得到更有说服力的校订。

1.2.2 中鮡属分类历史

中鮡属亦长期未曾受过分类争议，直到 Yang 等发现图们江中鮡基于线粒体基因的系统发育位置杂糅在鮡属内部^[9]。Tang 等使用 Yang 等的序列再次分析并提出将图们江中鮡均划归鮡属^[10]，然而由于中鮡属模式种中鮡未被研究，以及核基因分析的缺乏，整个中鮡属的有效性还需要更多证据才能得到更有说服力的校订。

1.2.3 鮡属分类历史

鮡属鱼类的分类历史则十分复杂混乱，许多物种的有效性或分类地位长期处于争议之中。Bănărescu 根据背鳍前鳞是否有上皮膜、尾柄侧扁或平扁、侧线鳞形状及肛门是否更靠近腹鳍基，在鮡属下划分出 *Gobio*、*Romanogobio* 和 *Rheogobio* 三个亚属^[11]。后来 Naseka 根据 *Gobio* 与 *Romanogobio* 脊柱解剖结构的显著差异将 *Romanogobio* 提升为独立有效的罗马诺鮡属（*Romanogobio* Bănărescu 1961）^[12]，而 *Romanogobio* 和 *Rheogobio* 两者间仅在外部形态上有细微差异，因此 *Rheogobio* 被认为是 *Romanogobio* 的同物异名^[13]。Berg 曾将许多物种归并为 *Gobio gobio* 的亚种或同物异名^[14]，致使 *G. gobio* 一度被认为广泛分布于自西班牙北部至韩国的各大江河湖泊中^[15]，具有高度多样化的形态与适宜生境^[16]。中国的棒花鮡、高体鮡、犬首鮡、尖鳍鮡、大头鮡等物种均曾划归于 *G. gobio* 下，后来又逐渐通过更多的记录与比较而重新恢复有效种地位。

细体鮡与棒花鮡曾因为肛门位置与脊柱结构特征而被归属于罗马诺鮡属^[12]。但一方面它们的分布范围限于东亚，与其他全都分布于欧洲黑海及里海流域的罗马诺鮡属物种之间存在地理分布的间断^[17]；另一方面在分子上已基本确证罗马诺鮡属与鮡属分别为两个独立的谱系，并且细体鮡就线粒体而言归属于鮡属一支^{[9] [10][18]}。因此，细体鮡、棒花鮡等原东亚罗马诺鮡属物种随后都被认可为鮡属物种^{[19][20]}。Bănărescu & Nalbant 根据身体比例、眼径、吻长、鳞片结构及体侧斑纹等一系列细节形态差异，将 9 尾原鉴定为棒花鮡的标本描述为新种山西鮡^[21]，但后来再没有其他山西鮡的新记录或进一步研究，乐佩琦认为山西鮡是棒花鮡的同物异名^[2]。

Berg 将高体鮡归为 *G. gobio* 亚种后^[14]，Bănărescu 根据高体鮡与其他 *G. gobio* 亚种之间两个显著的形态特征差异——侧线斑点的有无及腹鳍末端是否伸达肛门——将高体鮡提升为有效种^[22]，此后诸多研究均认可此修订^{[2][12][17]}，近年的线粒体分子研究也支持该物种的成立^{[10][23]}。Nichol 描述了高体鮡的新亚种小高体鮡^[24]，并依据须长较眼径的长短及胸鳍末端位置两个特征来区分高体鮡与小高体鮡亚种^[25]，但根据 Berg 则小高体鮡与凌源鮡都应为高体鮡的同物异名^[14]。乐佩琦认为小高体鮡是凌源鮡的同物异名^[2]，但由于小高体鮡比凌源鮡更早提出，此修订显然有违 ICZN 基本命名法则（International Commission on Zoological

Nomenclature, 1999)。此后，鲜有研究进一步关注小高体鮡的分类问题。Nichols 与 Berg 均认为凌源鮡是高体鮡的同物异名^{[14][25]}，但后续研究则基本认同凌源鮡为有效种^{[2][20][26]}。鲤科鱼类志根据背鳍起点位置及尾柄长短来区分高体鮡与凌源鮡，动物志则根据背鳍起点位置、胸鳍末端位置及胸部裸露区是否扩展来区分二者。

Berg 将犬首鮡归为 *G. gobio* 亚种^[14]，后来许多文献均沿用 Berg 的校订^{[12][26]}。但 Bănărescu & Nalbant 指出在贝加尔湖流域与叶尼塞河流域记载的犬首鮡都应该是 *G. gobio sibiricus*，而真正的犬首鮡分布区应该仅限于中国东北地区及阿穆尔河流域^[27]。后来 Bănărescu 进一步描述了犬首鮡与高体鮡在生态与形态两方面的密切联系，并由此认为犬首鮡应该像高体鮡一样成为独立有效种^[22]。此后的诸多研究都倾向于将犬首鮡独立为有效种^{[2][17][19]}，进一步的分子研究也巩固了犬首鮡有效种的分类地位^{[1][9][10]}。辽河鮡的原始新种描述不够完整，目前乐佩琦通过对其在太子河地模标本的形态鉴定认为是犬首鮡的同物异名^[2]，其他许多研究也采纳了这一修订^{[17][19][20][22][26]}。

尖鳍鮡、大头鮡、似铜鮡、黄河鮡、南方鮡、抚顺鮡和张氏鮡在发表后均未受到过有显著争议的分类修订，其中后二者因为发表年限较晚，所以尚未有过除发表记录以外的新记录。

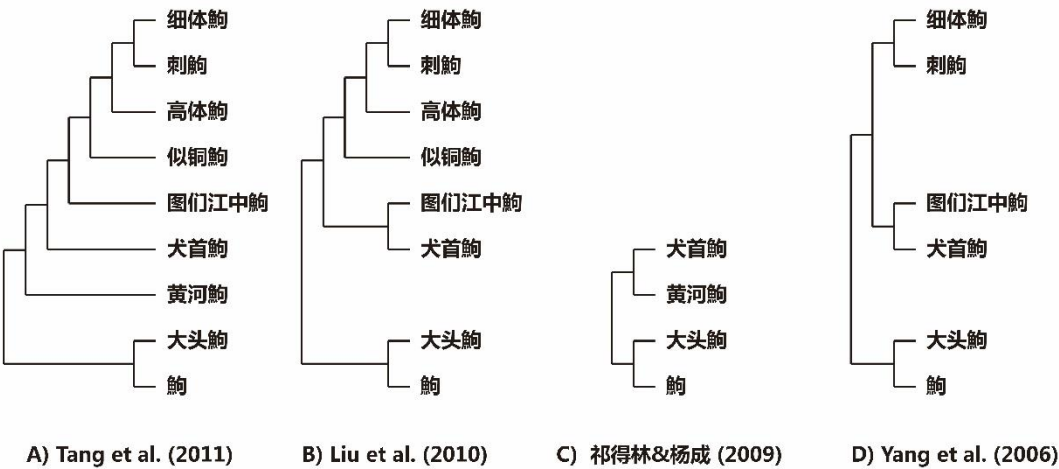


图 1-2 中国鮡属鱼类系统发育关系的以往研究结果
 Figure 1-2 Results of previous research on the phylogeny of Chinese *Gobio* fishes

1.3 刺鮡属、中鮡属及鮡属系统发育研究

自上世纪 90 年代以来, 系统发育关系在分类学中得到了越来越多的重视, 相关的分子测序与系统发育分析技术也已得到长足发展与广泛运用, 如今分类问题的确证需要综合形态学与系统发生学两方面的证据, 并且兼顾线粒体与核基因的分子证据以考虑基因渐渗等现象的影响, 才能得到最科学有效的解决。鮡属鱼类在欧洲的广泛分布与物种多样性使之成为欧洲鱼类学家最感兴趣的类群之一, 目前多数研究支持鮡属是一个良好的单系群, 与罗马诺鮡属互为姐妹群^{[1][9][10]}, 但也有个别研究因为刺鮡、中鮡、罗马诺鮡三属中一些物种的界定问题及核基因数据的缺乏而质疑鮡属的单系性^[18]。

进一步地, 就鮡属内部的系统发育关系而言, 现有研究更多关注于欧洲鮡属物种^{[1][23][28]}, 对中国鮡属鱼类的系统发育关系研究则少而不全, 且大多仅使用到线粒体基因。已有的涉及到中国鮡属物种的系统发育研究结果(图 1-2)均一致支持东亚鮡属物种位于鮡属整体系统发育结构的基部, 并且欧洲及西亚地区的鮡属物种与东亚的大头鮡一起聚为一个单系群^{[6][9][10][18][23]}。仅就线粒体基因而言, 刺鮡与细体鮡聚为一个单系群, 图们江中鮡与犬首鮡可能聚为一个单系群, 但 Tang 等的结果稍有差异^[10], 这可能是使用不同基因分析而导致的结果。南方鮡、棒花鮡、凌源鮡、抚顺鮡、张氏鮡、尖鳍鮡、中鮡等物种尚未进行过在鮡属内的系统发育研究与讨论。

1.4 立项依据

综上, 刺鮡属、中鮡属和鮡属鱼类的分类学界定保持争议, 对国内分布物种的系统发育研究未能全面涵盖多数物种, 且尚少使用核基因分子证据。因此, 本研究的目标即解决以下三个关键科学问题: 1) 探究以往研究基于线粒体基因的系统发育关系中刺鮡嵌套在鮡属内部的原因, 结合形态学分析进一步验证刺鮡属的有效性; 2) 确定中鮡属全部两个物种的系统发育位置, 结合形态学分析进一步验证中鮡属的有效性; 3) 探明中国分布的刺鮡、中鮡和鮡属鱼类的种质资源, 厘清其系统发育关系。本研究通过高强度采样获得了中国刺鮡、中鮡和鮡属的所有物种, 进行了基于 3 个线粒体基因与 4 个核基因数据的系统发育分析、全面的形态学特征测量以及基于化石资料的分化时间估算。结合上述三个层面的分析与

讨论，本研究将获得这三属鱼类迄今为止最详尽的中国种质资源记录，并在实践中为其遗传资源的保护与管理提供科学依据，在科研上推动进一步对物种形成机制和生物多样性维持机制的研究。

二、材料与方法

2.1 物种取样与分子标记选择

本研究共计使用鮡亚科鱼类 44 种 224 尾，其中鮡属鱼类 15 种 180 尾，中鮡属鱼类 2 种 14 尾，刺鮡属鱼类 1 种 3 尾，详细信息见表 2-1。所有个体中,通过物种分布范围的种群取样策略（range-wide population sampling）从野外取样得到鮡亚科鱼类共计 39 种 217 尾，另 7 尾从 Genbank 获得。详细取样地点信息见表 2-1 和图 2-1。

本研究选择使用了共 7 个分子标记，其中线粒体基因 3 个，来自不同染色体的单拷贝核基因 4 个。线粒体基因分别为细胞色素 *b* 基因（cytochrome *b* gene, *Cyt b*）、细胞色素 *c* 氧化酶亚基 I（cytochrome *c* oxidase subunit I, *COI*）及 NADH 脱氢酶亚基 5（NADH dehydrogenase subunit 5, *ND5*）。核基因分别为早期生长反应蛋白 1 基因（early growth response 1, *EGR1*）、外胚层神经皮层 1 类似蛋白基因（Ectodermal-neural cortex 1-like protein gene, *ENC1*）、错配修复蛋白 MutS 同源基因 6（mutS homolog 6 gene, *MSH6*）及错配修复蛋白 MutL 同源基因 3（MutL homolog 3 gene, *MLH3*）。

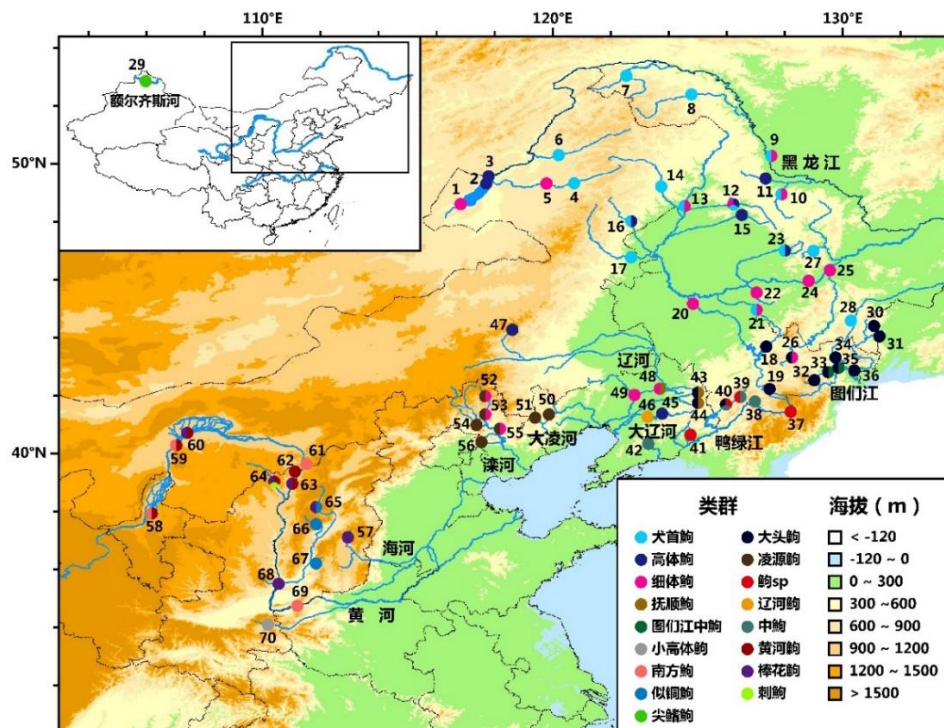


图 2-1 鮡属、刺鮡属、中鮡属的取样点地理位置

Figure 2-1 Geographic locations of sampled sites of *Gobio*, *Mesogobio* and *Acanthogobio*

表 2-1 本研究使用的物种取样和基因信息

Table 2-1 Information on species sampling and genes used in this study

物种 Species	流域 Drainage Basin	采样地（编号） Locality (Code)	种群编号 Population Code	<i>Cyt b</i>	<i>COI</i>	<i>ND5</i>	<i>EGR1</i>	<i>ENC1</i>	<i>MSH6</i>	<i>MLH3</i>
高体鮡 <i>Gobio soldatovi</i>	黑龙江	内蒙古满洲里市扎赉诺尔区（2）	GS-AM-DN	1	1	1	1	1	1	1
高体鮡 <i>Gobio soldatovi</i>	黑龙江	内蒙古满洲里市（3）	GS-AM-MZL	1	1	1	1	1	1	1
高体鮡 <i>Gobio soldatovi</i>	黑龙江	黑龙江省孙吴县（11）	GS-AM-SunW	1	1	1	1	1	1	1
高体鮡 <i>Gobio soldatovi</i>	黑龙江	黑龙江省五大莲池市（12）	GS-AM-WD	3	3	3	3	3	3	3
高体鮡 <i>Gobio soldatovi</i>	黑龙江	黑龙江省北安市（15）	GS-AM-BeiA	1	1	1	1	1	1	1
高体鮡 <i>Gobio soldatovi</i>	黑龙江	内蒙古扎兰屯市（16）	GS-AM-Zh	4	4	4	4	4	4	4
高体鮡 <i>Gobio soldatovi</i>	黑龙江	黑龙江省铁力市（23）	GS-AM-TieL	2	2	2	2	2	2	2
高体鮡 <i>Gobio soldatovi</i>	大辽河	辽宁省本溪市（45）	GS-DL-BX	1	1	1	1	1	1	1
高体鮡 <i>Gobio soldatovi</i>	辽河	内蒙古巴林右旗（47）	GS-LH-BR	8	8	8	8	8	8	8
凌源鮡 <i>Gobio lingyuanensis</i>	大凌河	辽宁省喀左县公营子镇（50）	GL-DaL-KZG	4	4	4	4	4	4	4
凌源鮡 <i>Gobio lingyuanensis</i>	大凌河	辽宁省凌源县（51）	GL-DaL-LingY	1	1	1	1	1	1	1
凌源鮡 <i>Gobio lingyuanensis</i>	滦河	河北省围场县（52）	GL-LuanH-WeC	1	1	1	1	1	1	1
凌源鮡 <i>Gobio lingyuanensis</i>	滦河	河北省隆化县（53）	GL-LuanH-LH	3	3	3	3	3	3	3
凌源鮡 <i>Gobio lingyuanensis</i>	滦河	河北省滦平县（54）	GL-LuanH-LP	3	3	3	3	3	3	3
凌源鮡 <i>Gobio lingyuanensis</i>	滦河	河北省承德县下板城（55）	GL-LuanH-CDXX	2	2	2	2	2	2	2
凌源鮡 <i>Gobio lingyuanensis</i>	滦河	河北省兴隆县（56）	GL-LuanH-XL	8	8	8	8	8	8	8
小高体鮡 <i>Gobio soldatovi minus</i>	黄河中游	陕西省洛南县（70）	GSm-YEm-LN	1	1	1	1	1	1	1
尖鳍鮡 <i>Gobio acutipinnatus</i>	鄂毕河	新疆布尔津县（29）	GA-EB-Bu	6	6	6	6	6	6	6
大头鮡 <i>Gobio macrocephalus</i>	黑龙江	吉林省蛟河市（18）	GM-AM-JiH	1	1	1	1	1	1	1
大头鮡 <i>Gobio macrocephalus</i>	黑龙江	吉林省抚松县（19）	GM-AM-FuS	2	2	2	2	2	2	2
大头鮡 <i>Gobio macrocephalus</i>	黑龙江	吉林省敦化市（26）	GM-AM-DH	1	1	1	1	1	1	1
大头鮡 <i>Gobio macrocephalus</i>	绥芬河	黑龙江省绥芬河市（30）	GM-SF-SFH	1	1	1	1	1	1	1
大头鮡 <i>Gobio macrocephalus</i>	绥芬河	黑龙江省东宁市（31）	GM-SF-DoN	1	1	1	1	1	1	1
大头鮡 <i>Gobio macrocephalus</i>	图们江	吉林省和龙市（32）	GM-TM-HeL	1	1	1	1	1	1	1

续表 2-1

物种 Species	流域 Drainage Basin	采样地（编号） Locality (Code)	种群编号 Population Code	Cyt b	COI	ND5	EGR1	ENC1	MSH6	MLH3
大头鮡 <i>Gobio macrocephalus</i>	图们江	吉林省龙井市（33）	GM-TM-LJ	1	1	1	1	1	1	1
大头鮡 <i>Gobio macrocephalus</i>	图们江	吉林省汪清县（34）	GM-TM-WQ	1	1	1	1	1	1	1
大头鮡 <i>Gobio macrocephalus</i>	图们江	吉林省图们市（35）	GM-TM-TM	1	1	1	1	1	1	1
大头鮡 <i>Gobio macrocephalus</i>	图们江	吉林省珲春市（36）	GM-TM-HCh	1	1	1	1	1	1	1
大头鮡 <i>Gobio macrocephalus</i>	鸭绿江	吉林省通化市（40）	GM-YL-TongH	2	2	2	2	2	2	2
大头鮡 <i>Gobio macrocephalus</i>	大辽河	辽宁省清原县（43）	GM-DL-QiY	2	2	2	2	2	2	2
大头鮡 <i>Gobio macrocephalus</i>	大辽河	辽宁省新宾县（44）	GM-DL-XB	4	4	4	4	4	4	4
鮡 sp <i>Gobio sp</i>	鸭绿江	吉林省长白县（37）	Gsp-YL-CB	4	4	4	4	4	4	4
鮡 sp <i>Gobio sp</i>	鸭绿江	吉林省白山市（39）	Gsp-YL-BSh	3	3	3	3	3	3	3
鮡 sp <i>Gobio sp</i>	鸭绿江	吉林省通化市（40）	Gsp-YL-TongH	2	2	2	2	2	2	2
鮡 sp <i>Gobio sp</i>	鸭绿江	辽宁省宽甸县（41）	Gsp-YL-KD	2	2	2	2	2	2	2
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	内蒙古牙克石市（4）	GCy-AM-Yak	1	1	1	1	1	1	1
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	内蒙古额尔古纳市（6）	GCy-AM-Er	1	1	1	1	1	1	1
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	黑龙江省漠河县（7）	GCy-AM-MH	1	1	1	1	1	1	1
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	黑龙江省塔河县（8）	GCy-AM-TaH	1	1	1	1	1	1	1
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	黑龙江省黑河市（9）	GCy-AM-HH	1	1	1	1	1	1	1
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	黑龙江省逊克县（10）	GCy-AM-XK	1	1	1	1	1	1	1
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	黑龙江省五大连池市（12）	GCy-AM-WD	1	1	1	1	1	1	1
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	内蒙古莫力达瓦达斡尔族自治旗（13）	GCy-AM-Da	1	1	1	1	1	1	1
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	内蒙古鄂伦春自治旗（14）	GCy-AM-Or	1	1	1	1	1	1	1
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	内蒙古扎兰屯市（16）	GCy-AM-Zh	1	1	1	1	1	1	1
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	内蒙古兴安盟扎赉特旗（17）	GCy-AM-Jal	1	1	1	1	1	1	1
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	黑龙江省五常市（21）	GCy-AM-WuC	1	1	1	1	1	1	1
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	黑龙江省铁力市（23）	GCy-AM-TieL	2	2	2	2	2	2	2
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	黑龙江省伊春市（27）	GCy-AM-YCh	2	2	2	2	2	2	2
犬首鮡 <i>Gobio cynocephalus</i>	黑龙江	黑龙江省穆棱市穆棱镇（28）	GCy-AM-ML	2	2	2	2	2	2	2

续表 2-1

物种 Species	流域 Drainage Basin	采样地（编号） Locality (Code)	种群编号 Population Code	Cyt b	COI	ND5	EGR1	ENC1	MSH6	MLH3
图们江中鮡 <i>Mesogobio tumenensis</i>	图们江	吉林省龙井市（33）	MeT-TM-LJ	4	4	4	4	4	4	4
图们江中鮡 <i>Mesogobio tumenensis</i>	图们江	吉林省图们市（35）	MeT-TM-TM	2	2	2	2	2	2	2
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	黑龙江	内蒙古新巴尔虎右旗（1）	GT-AM-XBR	2	2	2	2	2	2	2
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	黑龙江	内蒙古海拉尔区（5）	GT-AM-HLE	1	1	1	1	1	1	1
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	黑龙江	黑龙江省黑河市（9）	GT-AM-HH	1	1	1	1	1	1	1
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	黑龙江	黑龙江省逊克县（10）	GT-AM-XK	1	1	1	1	1	1	1
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	黑龙江	黑龙江省五大连池市（12）	GT-AM-WD	1	1	1	1	1	1	1
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	黑龙江	内蒙古莫力达瓦达斡尔族自治县（13）	GT-AM-Da	2	2	2	2	2	2	2
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	黑龙江	吉林省松原市（20）	GT-AM-SoY	2	2	2	2	2	2	2
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	黑龙江	黑龙江省五常市（21）	GT-AM-WuC	1	1	1	1	1	1	1
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	黑龙江	黑龙江省哈尔滨市（22）	GT-AM-Har	1	1	1	1	1	1	1
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	黑龙江	黑龙江省通河县（24）	GT-AM-ToH	1	1	1	1	1	1	1
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	黑龙江	黑龙江省依兰县（25）	GT-AM-YiL	1	1	1	1	1	1	1
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	黑龙江	吉林省敦化市（26）	GT-AM-DH	1	1	1	1	1	1	1
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	辽河	辽宁省铁岭市（48）	GT-LH-TiL	3	3	3	3	3	3	3
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	辽河	辽宁省新民市（49）	GT-LH-XM	2	2	2	2	2	2	2
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	滦河	河北省围场县（52）	GT-LuanH-WeC	4	4	4	4	4	4	4
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	滦河	河北省隆化县（53）	GT-LuanH-LH	1	1	1	1	1	1	1
细体鮡 <i>Gobio tenuicorpus</i>	滦河	河北省承德县下板城（55）	GT-LuanH-CDXX	4	4	4	4	4	4	4
南方鮡 <i>Gobio meridionalis</i>	黄河上游	宁夏省吴忠县（58）	GMe-YEu-WuZ	2	2	2	2	2	2	2
南方鮡 <i>Gobio meridionalis</i>	黄河上游	内蒙古磴口县（59）	GMe-YEu-DK	2	2	2	2	2	2	2
南方鮡 <i>Gobio meridionalis</i>	黄河中游	山西省偏关县万家寨镇（61）	GMe-YEm-PGWJ	2	2	2	2	2	2	2
南方鮡 <i>Gobio meridionalis</i>	黄河中游	河南省三门峡市（69）	GMe-YEm-SanM	2	2	2	2	2	2	2
棒花鮡 <i>Gobio rivuloides</i>	海河	山西省榆社县（57）	GR-HaiH-YSh	3	3	3	3	3	3	3
棒花鮡 <i>Gobio rivuloides</i>	黄河上游	内蒙古巴彦淖尔市（60）	GR-YEu-BaN	1	1	1	1	1	1	1
棒花鮡 <i>Gobio rivuloides</i>	黄河中游	山西省保德县（63）	GR-YEm-BaoD	1	1	1	1	1	1	1

续表 2-1

物种 Species	流域 Drainage Basin	采样地 (编号) Locality (Code)	种群编号 Population Code	<i>Cyt b</i>	<i>COI</i>	<i>ND5</i>	<i>EGR1</i>	<i>ENC1</i>	<i>MSH6</i>	<i>MLH3</i>
棒花鮡 <i>Gobio rivuloides</i>	黄河中游	陕西省神木县 (64)	GR-YEm-SM	2	2	2	2	2	2	2
棒花鮡 <i>Gobio rivuloides</i>	黄河中游	山西省娄烦县 (65)	GR-YEm-LF	3	3	3	3	3	3	3
棒花鮡 <i>Gobio rivuloides</i>	黄河中游	陕西省韩城市 (68)	GR-YEm-HC	3	3	3	3	3	3	3
中鮡 <i>Mesogobio lachneri</i>	鸭绿江	吉林省临江市 (38)	MeL-YL-LinJ	3	3	3	3	3	3	3
中鮡 <i>Mesogobio lachneri</i>	鸭绿江	吉林省白山市 (39)	MeL-YL-BSh	1	1	1	1	1	1	1
中鮡 <i>Mesogobio lachneri</i>	鸭绿江	吉林省通化市 (40)	MeL-YL-TongH	3	3	3	3	3	3	3
中鮡 <i>Mesogobio lachneri</i>	大洋河	辽宁省岫岩县 (42)	MeL-DY-XiuY	1	1	1	1	1	1	1
辽河鮡 <i>Gobio liaensis</i>	大辽河	辽宁省辽阳市 (46)	GLi-DL-LiaoY	4	4	4	4	4	4	4
抚顺鮡 <i>Gobio fushunensis</i>	大辽河	辽宁省清原县 (43)	GF-DL-QiY	2	2	2	2	2	2	2
抚顺鮡 <i>Gobio fushunensis</i>	大辽河	辽宁省新宾县 (44)	GF-DL-XB	2	2	2	2	2	2	2
抚顺鮡 <i>Gobio fushunensis</i>	辽河	辽宁省铁岭市 (48)	GF-LH-TiL	4	4	4	4	4	4	4
黄河鮡 <i>Gobio huanghensis</i>	黄河上游	宁夏省吴忠县 (58)	GH-YEu-WuZ	1	1	1	1	1	1	1
黄河鮡 <i>Gobio huanghensis</i>	黄河上游	内蒙古磴口县 (59)	GH-YEu-DK	1	1	1	1	1	1	1
黄河鮡 <i>Gobio huanghensis</i>	黄河上游	内蒙古巴彦淖尔市 (60)	GH-YEu-BaN	1	1	1	1	1	1	1
黄河鮡 <i>Gobio huanghensis</i>	黄河中游	山西省河曲县 (62)	GH-YEm-HQ	1	1	1	1	1	1	1
黄河鮡 <i>Gobio huanghensis</i>	黄河中游	山西省保德县 (63)	GH-YEm-BaoD	1	1	1	1	1	1	1
黄河鮡 <i>Gobio huanghensis</i>	黄河中游	陕西省神木县 (64)	GH-YEm-SM	1	1	1	1	1	1	1
鮡 <i>Gobio gobio</i>				AB239596	AB239596	AB239596	FJ531264	SRX2310187	SRX2310187	
似铜鮡 <i>Gobio coriparoides</i>	黄河中游	山西省娄烦县 (65)	GC-YEm-LF	4	4	4	4	4	4	4
似铜鮡 <i>Gobio coriparoides</i>	黄河中游	山西省交城县 (66)	GC-YEm-JC	4	4	4	4	4	4	4
似铜鮡 <i>Gobio coriparoides</i>	黄河中游	山西省洪洞县 (67)	GC-YEm-HD	4	4	4	4	4	4	4
刺鮡 <i>Acanthogobio guentheri</i>	黄河中游	陕西省神木县 (64)	AcG-YEm-SM	1	1	1	1	1	1	1
刺鮡 <i>Acanthogobio guentheri</i>				MF787799	MF787799	MF787799				
刺鮡 <i>Acanthogobio guentheri</i>				AY953003						
白鳍罗马诺鮡 <i>Romanogobio albipinnatus</i>				EF427401				SRX2310141	SRX2310141	
凯氏罗马诺鮡 <i>Romanogobio kesslerii</i>				AY952328						

续表 2-1

物种 Species	流域 Drainage Basin	采样地 (编号) Locality (Code)	种群编号 Population Code	Cyt b	COI	ND5	EGR1	ENC1	MSH6	MLH3
长须罗马诺鮰 <i>Romanogobio ciscaucasicus</i>				AP011259	AP011259	AP011259				
蛇鮰 <i>Saurogobio dabryi</i>	长江中游	湖南岳阳市		1	1	1	1	1	1	1
裸腹小鰾鮰 <i>Microphysogobio nudiventris</i>	长江中游	湖北省宜昌市					1	1	1	1
长须片唇鮰 <i>Platysmacheilus longibarbus</i>	长江中游	湖北省麻城市					1	1	1	1
琵琶湖鮰 <i>Biwia zezera</i>	琵琶湖	日本滋贺县					1	1	1	1
胡鮰 <i>Huigobio chensienensis</i>	长江下游	安徽省宁国市					1	1	1	1
棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>	大辽河	辽宁省抚顺市					1	1	1	1
棒花鱼 <i>Abbottina rivularis</i>	黄河中游	陕西省神木县					1	1	1	1
似鮰 <i>Pseudogobio vaillanti</i>	长江下游	安徽省潜山县					1	1	1	1
桂林似鮰 <i>Pseudogobio guilinensis</i>	珠江	广西省阳朔县					1	1	1	1
短吻鳅鮰 <i>Gobiobotia brevirostris</i>	长江中游	湖北省麻城市					1	1	1	1
海南鳅鮰 <i>Gobiobotia kollerii</i>	南渡江	海南省澄迈县					1	1	1	1
异鰾鳅鮰 <i>Xenophysogobio boulengeri</i>	长江上游	四川省成都市					1	1	1	1
扁吻鮰 <i>Pungtungia herzi</i>	鸭绿江	辽宁省宽甸县					1	1	1	1
似刺鰾鮰 <i>Paracanthobrama guichenoti</i>	长江中游	湖北省石首市					1	1	1	1
长麦穗鱼 <i>Pseudorasbora elongata</i>	长江下游	安徽省石台县					1	1	1	1
黑鳍鳉 <i>Sarcocheilichthys nigripinnis</i>	长江下游	安徽省郎溪县					1	1	1	1
华鳉 <i>Sarcocheilichthys sinensis sinensis</i>	长江下游	江苏省宜兴市					1	1	1	1
高丽雅罗鱼 <i>Coreoleuciscus splendidus</i>								SRX2309829	SRX2309829	
隐须颌须鮰 <i>Gnathopogon nicholsi</i>	长江中游	江西省广昌县					1	1	1	1
长颌须鮰 <i>Gnathopogon elongatus</i>	天白川	三重县四日市					1	1	1	1
长吻鲮 <i>Hemibarbus longirostris</i>	长江中游	湖北省麻城市					1	1	1	1
彭县似鲮 <i>Belligobio pengxianensis</i>	长江上游	四川省北川县					1	1	1	1
兴凯银鮰 <i>Squalidus chankaensis</i>	黑龙江	兴凯湖农场					1	1	1	1
真岛氏细银鮰 <i>Squalidus majimae</i>	鸭绿江	辽宁省丹东市					1	1	1	1

表 2-2 本研究使用的基因扩增引物

Table 2-2 Primers of gene amplifications in this study

基因	正向引物名	正向引物序列	反向引物名	反向引物序列	来源
Gene	Name of forward primer	Sequence of forward primer	Name of reverse primer	Sequence of reverse primer	Source
<i>Cyt b</i>	PND6F	5'-CCCRACCCCAACTARAAC-3'	PThrR	5'-GATTACAAGACCGATGCTTTTAG-3'	本研究
<i>COI</i>	PCysF	5'-CGGYAGGGTATTAATCTACGTC-3'	PCOIR	5'-GAAGTAGGCACGGGTGTCT-3'	本研究
<i>ND5</i>	PGND5F1	5'-TCTTAGGAACCAAAAACCTCTTG-3'	PGND5MR1	5'-TGTGAAGRAATGCCAGTTG-3'	本研究
<i>EGR1</i>	LY-EGR1F1	5'-CAGATCAGACCTACTCCAC-3'	LY-EGR1R0	5'-GAGCATGGRCAGAAAAGTGC-3'	李玉火 (2018)
<i>ENC1</i>	ENC1-F77-M	5'-AGGCCGGTGACATGCTGGA-3'	LR0-M	5'-GGAGGTGCTTCCAGGTGCTGA-3'	改自 Li et al.(2007)
<i>MSH6</i>	LY-MSH6F1	5'-ACCAGAMAGCCCTGTGAAAC-3'	LY-MSH6R1	5'-GGTCACTCCATCCAAAACC-3'	李玉火 (2018)
	LY-MSH6F2	5'-AGAGGTTTGCCGAATCAT-3'	LY-MSH6R2	5'-CTGCCAGTCTTTGYAATTCTT-3'	
<i>MLH3</i>	CMLH3_F104	5'-ATGCTGGAGCAACATGTGT-3'	MLH3-R969	5'-TGGTTCRAGGCATATGTCAT-3'	殷维 (2015), 李玉火 (2018)
	MLH3F2	5'-CGTGAGGGYCATTACAA-3'	MLH3R1	5'-AAGTAGATCCTACAAAGCAGTC-3'	
	CMLH3F3	5'-CATGCCGTAAATTAACCTCTGTC-3'	LY-MLH3R2	5'-CTGACYGCCATGTTAGTGAC-3'	

2.2 分子数据集准备——序列获取、校对与杂合位点解析

用 95%乙醇固定保存取样所得鱼类标本。使用高盐法从标本的肌肉组织中提取全基因组 DNA^[29]。对选取的 7 个分子标记通过聚合酶链式反应（Polymerase Chain Reaction, PCR）进行扩增，扩增实验过程参照陈安慧^[30]，扩增引物信息详见表 2-2。扩增产物委托上海杰李生物技术有限公司进行一代测序，测序仪型号为 ABI 3730 DNA sequencer（Biosystems Inc.）。

使用 Sequencher v5.4（Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI USA）对测得序列片段进行拼接，对于核基因序列以二级峰高度大于一级峰 50%为标准识别杂合位点。使用 MAFFT v7.376^[31]对各基因分别进行对位。使用 DAMBE v6.4.9^[32]进行翻译检查。对于核基因使用 Phase v2.1.1^[33]进行杂合位点的解析，概率阈值设为 0.6。

最终获得 3 套分子数据集用于后续分析：线粒体单倍型数据集、保留杂合位点的核基因 unphase 数据集和解析了等位基因杂合位点的核基因 phase 数据集。

2.3 系统发育关系重建

以蛇鮈等 23 个鮈亚科其他属物种为外类群，使用线粒体单倍型数据集与核基因 unphase 数据集进行系统发育关系分析，分别构建贝叶斯树与最大似然树。

使用 BIC 标准及基于贝叶斯模型的比较标准，在 PartitionFinder v2.1.1^[34]中获得两套数据集各自的最佳分区策略。同样使用 BIC 标准在 Jmodeltest v2.1.10^[35]中获得各分区的最优碱基替换模型。

使用 Mrbayes v3.2.6^[36]构建贝叶斯系统发育关系树：MCMC 链运行 1000 万代，每 1000 代抽样一次，确保分离频率平均标准偏差小于 0.01，运行完成后舍弃前 25%的参数和取样树，将剩余树集合并为 50%的多数一致树，并计算各节点的贝叶斯后验概率；每套数据独立重复运行两次以检查趋同。使用 Tracer v1.6.0^[37]检查 ESS 值是否大于 200，同时使用 RWTY^[38]分析评估 MCMC 链的收敛性。

使用 RAxML v8.2.10^[39]构建最大似然树：选用 GTRGAMMA 模型进行 100 次最大似然树搜索，得到分值最高的最大似然树，然后在 GTRGAMMA 模型下进行 1000 次自展分析，得到基于最优树拓扑的各节点自展支持度；每套数据独

立重复运行两次以检查趋同。

2.4 分化时间估算

根据 Tang 等^[10]与陈安慧^[30], 选择鲷属-银鲷属鱼类物种群为外类群, 使用多位点核基因 *phase* 数据集构建刺鲷属-中鲷属-鲷属物种时间树。按基因分区, 使用 BIC 标准在 Jmodeltest v2.1.10^[35]中获得各分区的最优碱基替换模型。通过似然比检验, 在 DAMBE v6.4.9^[32]中测试分子钟模型。根据以上结果在 *Beast v2.4.7^[40]中设置碱基突变模型和分子钟模型, 先验树选择出生死亡模型 (Birth-Death Model), 参考李玉火^[41]设定两个化石锚定点并使用对数正态分布锚定时间范围。MCMC 链运行 2 亿代, 每 5000 代抽样一次, 运行 4 个独立的重复分析。运行完成后使用 LogCombine v2.4.7 和 TreeAnnotator v2.4.7 合并 4 个运行结果, 舍弃前 20% 的样本, 获得基于 50% 多数原则的最大谱系置信树^[42]。使用 Tracer v1.6.0 检查有效样本量是否大于 200。

使用线粒体单倍型数据集构建线粒体基因时间树, 选择蛇鲷为外类群。使用基于多位点核基因推测的刺鲷属-中鲷属-鲷属最近共祖时间进行二次锚定, 其它流程与基于多位点核基因的刺鲷属-中鲷属-鲷属物种时间树的构建一致。

2.5 形态学特征计数、测量与统计分析

选取 181 尾形态完好的鲷属、刺鲷属与中鲷属鱼类成年个体用于形态特征计量与分析, 其中鲷属 14 种 166 尾, 刺鲷属 1 种 1 尾, 中鲷属 2 种 14 尾。本研究共计使用 12 个可数性状和 34 个可量性状。可数性状及其计数方法参考 Kottelat & Freyhof^[3]; 可量性状在 Kottelat & Freyhof^[3]和 Armbruster^[43]的基础上进一步增添了一些新定义的特征并完善了标准的测量方法, 其具体定义及测量标准详见图 2-2 和表 2-3。所有酒精保存的标本均在水中经过充分浸泡还原后再进行测量, 所有侧面特征均于鱼体背部俯视方向的左侧进行计数和测量。使用 PAST v3.1.8^[44]对测得的可量性状进行主成分分析 (PCA), 使用异速博纳比方法^[45]以消除体长产生的误差。

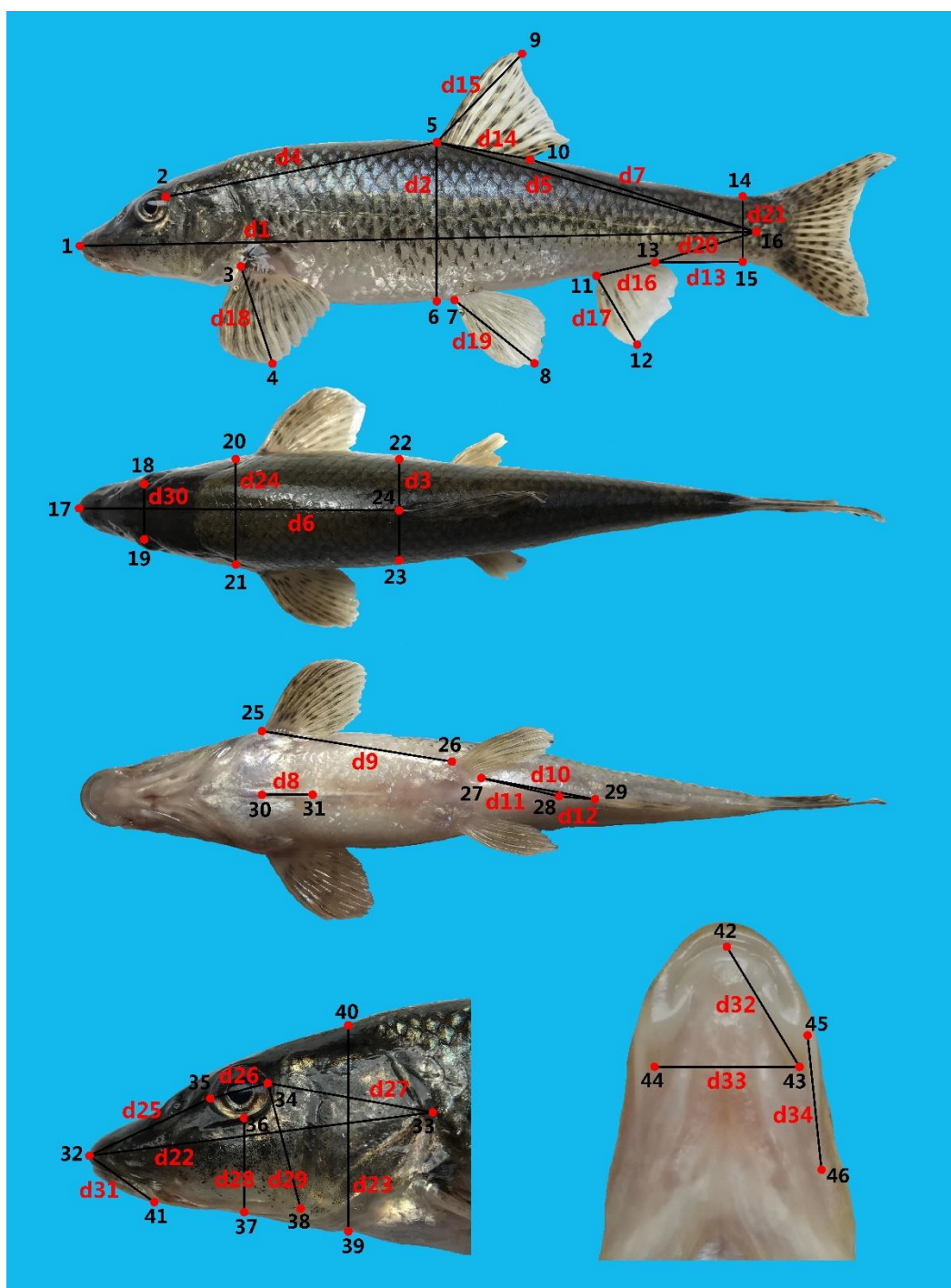


图 2-2 可量性状示意图

Figure 2-2 Diagram of morphometric characters

可量性状编号与标记点序号对应表 2-3; 示例照片为大头鮡

Codes of morphometric characters and landmarks are corresponding to Table 2-3; photos of *Gobio macrocephalus*

表 2-3 可量性状定义

Table 2-3 Definitions of morphometric characters

编号 Code	标记点 Landmark	可量性状 Morphometric character	定义 Definition	来源 Source
d1	1-16	体长（标准长） Standard length	吻部最前端至最末一枚脊椎骨后缘	a
d2	5-6	体高 Body depth	背鳍起点处鱼体的垂直高度	a
d3	22-23	体宽 Body width at dorsal-fin origin	背鳍起点处鱼体的水平宽度	b
d4	2-5	眼背距离 Orbito-dorsal distance	背鳍起点到眼眶边缘的最后端	b
d5	5-16	背尾距离 Dorso-hypural distance	背鳍起点至尾鳍中央鳍条的基部着生处	b
d6	17-24	背前长 Predorsal length	吻部最前端至背鳍起点	b
d7	10-16	背后长 Postdorsal length	背鳍基末端至尾鳍中央鳍条基部着生处	b
d8	30-31	裸露区长度 Length of naked breast area	两侧胸鳍起点连线中点至胸部裸露区后端的距离	-
d9	25-26	胸鳍起点至腹鳍起点 Distance between origins of pectoral fin and ventral fin	左侧的胸鳍起点至腹鳍起点	b
d10	27-29	腹鳍基部末端至臀鳍起点 Distance between the posterior-most point of the ventral fin base and origin of anal fin	左侧的腹鳍基部末端至臀鳍起点	b
d11	27-28	腹鳍基部末端至肛门中央 Distance between the posterior-most point of the ventral fin base and anus	左侧的腹鳍基部末端至肛门中央	-
d12	28-29	肛门中央至臀鳍起点 Distance between anus and origin of anal fin	肛门中央至臀鳍起点	-
d13	13-15	臀鳍基部末端至腹面尾鳍基部 Distance between the posterior-most point of the anal fin and the ventromedial base of caudal fin	臀鳍基部末端至腹面尾鳍基部	-
d14	5-10	背鳍基长 Dorsal-fin base length	背鳍起点至背鳍基部末端	a
d15	5-9	背鳍高 Dorsal-fin height	背鳍起点至背鳍前端最高点	a
d16	11-13	臀鳍基长 Anal-fin base length	臀鳍起点至臀鳍基部末端	a
d17	11-12	臀鳍高 Anal-fin height	臀鳍起点至臀鳍前端最高点	a
d18	3-4	胸鳍长 Pectoral-fin length	胸鳍的起点至最长胸鳍鳍条的顶端	a
d19	7-8	腹鳍长 Pelvic-fin length	腹鳍的起点至最长腹鳍鳍条的顶端	a
d20	13-16	尾柄长 Caudal-peduncle length	臀鳍基部末端至最末一枚脊椎骨后缘	a
d21	14-15	尾柄高 Caudal-peduncle depth	尾柄最狭窄处的身体高度	a
d22	32-33	头长 Head length	吻部最前端至鳃盖骨后缘	a
d23	39-40	头高 Head depth	吻部最前端至鳃盖骨后缘	a
d24	20-21	头宽 Head width	左右两侧鳃盖后缘间的距离	a
d25	32-35	吻长 Snout length	吻部最前端至眼眶最长轴的前缘	a
d26	34-35	眼径 Orbit length	眼眶最长轴前后缘间距离	a
d27	33-34	眼后头长 Postorbital head length	眼眶最长轴的后缘到鳃盖骨后缘	a
d28	36-37	颊高 Cheek height	眼眶腹缘至前鳃盖骨腹缘的垂直距离	a
d29	34-38	眼眶后缘至前鳃盖骨 Orbit-angle-of-preopercle distance	眼眶最长轴后缘到前鳃盖骨后缘拐角处	a
d30	18-19	眼间距 Interorbital width	两个眼眶上缘顶端最内侧之间的距离	a
d31	32-41	上颌长 Upper-jaw length	吻部最前端至左侧颌的后缘	a
d32	42-43	下颌长 Mandible length	下颌骨愈合处至左侧颌的后缘	a
d33	43-44	口裂宽度 Gape width	左右两侧唇后缘间的距离	a
d34	45-46	须长 Barbel length	左侧须与口角连接处至伸直时的须末端	b

性状与标记点编号对应图 2-2；来源中 a 代表 Armbruster^[43]；b 代表 Kottelat & Freyhof^[3]；- 代表本研究自定义。

Codes of morphometric characters and landmarks are corresponding to Figure 2-2; Sources of a, b and - represent Armbruster^[43], Kottelat & Freyhof^[3] and the present study respectively.

三、研究结果

3.1 系统发育关系重建

3.1.1 基于多位点联合核基因的系统发育关系

基于多位点联合核基因数据的贝叶斯分析与最大似然法分析重建刺鮡属、中鮡属与鮡属的系统发育关系，显示了一致的拓扑结构（图 3-1）。结果表明：1）刺鮡与似铜鮡杂糅在一起聚为一个单系群 [贝叶斯后验概率（BPP）=100%，自展值（BS）=100%]，并与白鳍罗马诺鮡形成姊妹群关系。2）中鮡属为一多系群，嵌套在鮡属内部。3）鮡属除似铜鮡以外所有物种加上中鮡属一起成为一个良好的单系（BPP=100%，BS=99%），与似铜鮡-刺鮡-罗马诺鮡谱系互为姊妹群（BPP=100%，BS=87-100%）。4）在鮡属（除似铜鮡）&中鮡属谱系中，犬首鮡、黄河鮡、小高体鮡、大头鮡、尖鳍鮡、鮡 sp、中鮡与图们江中鮡均为良好的单系群（BPP=100%，BS=87-100%）；棒花鮡与南方鮡杂糅在一起形成一个单系群（BPP=100%，BS=100%），细体鮡为并系群，三者一起形成一个单系群（BPP=100%，BS=100%）；抚顺鮡、辽河鮡杂糅在一起形成一个单系群（BPP=100%，BS=97%）；高体鮡与凌源鮡杂糅在一起形成一个单系群（BPP=100%，BS=100%）。5）整个鮡属（除似铜鮡）&中鮡属谱系分为两大支。第一支中，黄河鮡与中鮡互为姊妹群（BPP=100%，BS=99%），位于基部；图们江中鮡与犬首鮡互为姊妹群（BPP=100%，BS=96%），位于次基部；抚顺鮡-辽河鮡谱系与棒花鮡-南方鮡-细体鮡谱系形成姊妹群关系（BPP=100%，BS=97%）。另一支中，鮡 sp 位于基部，尖鳍鮡与鮡聚为一枝（BPP=100%，BS=100%），位于次基部，大头鮡位于次次基部，高体鮡-凌源鮡谱系与小高体鮡互为姊妹群（BPP=100%，BS=87%）。

3.1.2 基于线粒体单倍型的系统发育关系

基于线粒体单倍型数据的贝叶斯分析与最大似然法分析重建刺鮡属、中鮡属与鮡属的系统发育关系，显示了一致的拓扑结构（图 3-2）。结果表明：1）刺鮡为一单系群 [贝叶斯后验概率（BPP）=100%，自展值（BS）=100%]，嵌套在鮡属内部。2）中鮡属为一多系群，与鮡属嵌套在一起。3）鮡属、中鮡属与刺鮡属

一起形成一个单系群 (BPP=100%, BS=97%), 与罗马诺鲌属互为姊妹群。4) 在鲌属-中鲌属-刺鲌属谱系中, 犬首鲌、黄河鲌、小高体鲌、大头鲌、尖鳍鲌、鲌 sp、中鲌与图们江中鲌均为良好的单系群 (BPP=100%, BS=100%); 棒花鲌、南方鲌与似铜鲌杂糅在一起形成一个单系群 (BPP=100%, BS=96%), 细体鲌为并系群, 四者一起形成一个单系群 (BPP=100%, BS=100%); 抚顺鲌与辽河鲌杂糅在一起形成一个单系群 (BPP=100%, BS=100%); 高体鲌与凌源鲌杂糅在一起形成一个单系群 (BPP=100%, BS=100%)。5) 中鲌位于整个鲌属-中鲌属-刺鲌属谱系的基部, 其余物种分为两大支。第一支中, 图们江中鲌与犬首鲌互为姊妹群 (BPP=100%, BS=75%), 位于基部; 黄河鲌位于次基部; 鲌 sp 位于次次基部; 抚顺鲌-辽河鲌谱系与小高体鲌互为姊妹群 (BPP=94%, BS=62%), 棒花鲌-南方鲌-似铜鲌-细体鲌谱系与刺鲌形成姊妹群关系 (BPP=100%, BS=100%)。另一支中, 尖鳍鲌与鲌聚为一枝 (BPP=84%, BS=62%), 位于基部, 高体鲌-凌源鲌谱系与大头鲌互为姊妹群 (BPP=100%, BS=99%)。

3.2 分化时间估算

基于多位点联合核基因数据的刺鲌属、中鲌属与鲌属*Beast 时间树 (图 3-3) 显示: 1) 鲌属 (包括中鲌属) 与刺鲌属的分化时间为 9.55Ma (95%置信区间为 7.05-12.18Ma)。2) 鲌属 (包括中鲌属) 鱼类的最近共祖时间为 7.14Ma (95%置信区间为 5.2-9.04 Ma), 包括两个主要的分支。3) 一支的最近共祖时间为 6.58Ma (95%置信区间为 4.66-8.6Ma): 其中高体鲌与小高体鲌互为姊妹群, 最近共祖时间为 2.41Ma (95%置信区间为 1.36-3.55Ma); 它们一起与大头鲌互为姊妹群, 最近共祖时间为 3.06Ma (95%置信区间为 1.98-4.28 Ma); 鲌与尖鳍鲌互为姊妹群, 最近共祖时间为 2.04Ma (95%置信区间为 0.61-3.64Ma)。4) 另一支的最近共祖时间为 4.52Ma (95%置信区间为 3.2-6.07Ma): 其中黄河鲌与中鲌互为姊妹群, 最近共祖时间为 2.89Ma (95%置信区间为 1.41-4.45Ma); 犬首鲌与图们江中鲌互为姊妹群, 最近共祖时间为 1.69Ma (95%置信区间为 1.02-2.38Ma); 辽河鲌与棒花鲌互为姊妹群, 最近共祖时间为 2.7Ma (95%置信区间为 1.76-3.77Ma), 他们一起与犬首鲌-图们江中鲌谱系构成姊妹群关系, 最近共祖时间为 4.01Ma (95%置信区间为 2.81-5.37Ma)。

基于线粒体单倍型的刺鮠属、中鮠属与鮠属*Beast 时间树(图 3-4)显示: 1) 刺鮠属与中鮠属均嵌套在鮠属中, 三者一起与罗马诺鮠属形成姊妹群关系, 分化时间为 8.58Ma (95%置信区间为 5.85-11.3Ma)。2) 在刺鮠-中鮠-鮠属谱系中, 中鮠位于基部, 与其余物种的分化时间为 4.34Ma (95%置信区间为 2.71-6Ma)。3) 其余物种分为两大支, 分化时间为 3.56Ma (95%置信区间为 2.27-4.95Ma)。4) 一支的最近共祖时间为 2.18Ma (95%置信区间为 1.32-3.05Ma): 其中高体-凌源鮠与大头鮠互为姊妹群, 最近共祖时间为 1.43Ma (95%置信区间为 0.83-2.08Ma); 鮠与尖鳍鮠互为姊妹群, 最近共祖时间为 1.88Ma (95%置信区间为 1.12-2.68Ma)。5) 另一支的最近共祖时间为 2.47Ma (95%置信区间为 1.56-3.46Ma): 其中黄河鮠位于基部, 剩余物种分为两大支, 分化时间为 2.21Ma (95%置信区间为 1.38-3.06Ma); 一支的最近共祖时间为 2.05Ma (95%置信区间为 1.28-2.85Ma), 其中小高体鮠与辽河-抚顺鮠互为姊妹群, 最近共祖时间为 1.81Ma (95%置信区间为 1.09-2.56Ma), 它们一起与鮠 sp 互为姊妹群, 最近共祖时间为 1.98Ma (95%置信区间为 1.22-2.75Ma), 图们江中鮠与犬首鮠互为姊妹群, 最近共祖时间为 1.31Ma (95%置信区间为 0.74-1.89Ma), 他们一起与小高体鮠-辽河鮠-鮠 sp 谱系构成姊妹群关系; 另一支的最近共祖时间为 1.05Ma (95%置信区间为 0.61-1.51Ma), 其中刺鮠位于基部, 细体鮠与棒花-南方-似铜鮠谱系形成姊妹群关系, 最近共祖时间为 0.27Ma (95%置信区间为 0.16-0.4Ma)。

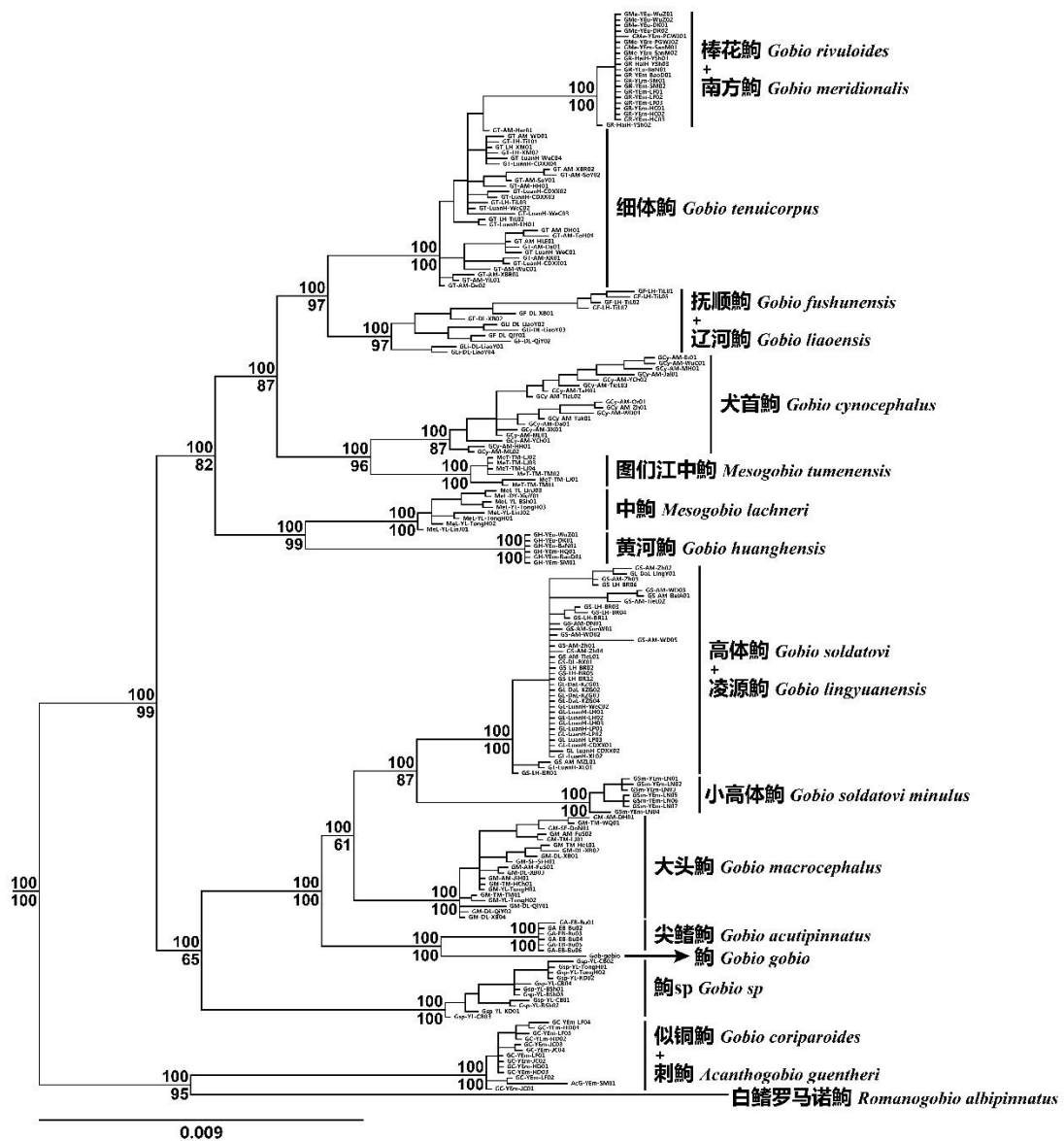


图 3-1 基于多位点联合核基因数据的刺鮃属-中鮃属-鮃属贝叶斯树

Figure 3-1 Topology of Bayesian tree of genera *Acanthogobio*, *Mesogobio* and *Gobio* using concatenated multi-loci nuclear genes

节点上、下方分别标注贝叶斯后验概率和最大似然法的自展支持度；外类群未显示
Values above and below the nodes are Bayesian posterior probabilities and bootstrap confidences for Maximum Likelihood analyses respectively; the outgroup taxa are not shown

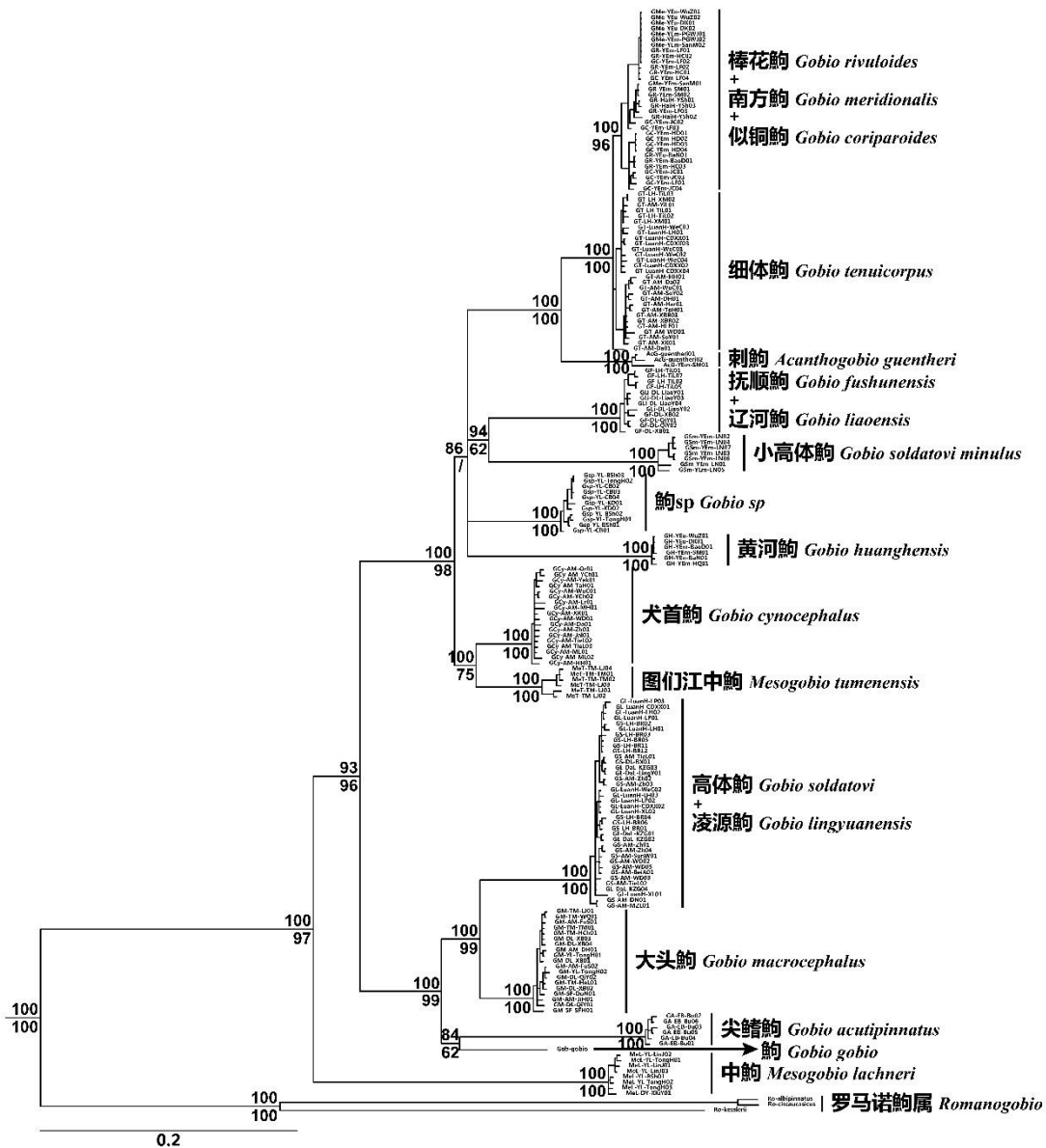


图 3-2 基于线粒体单倍型的刺鮒属-中鮒属-鮒属贝叶斯树

Figure 3-2 Topology of Bayesian tree of genera *Acanthogobio*, *Mesogobio* and *Gobio* using mitochondrial haplotypes

节点上、下方分别标注贝叶斯后验概率和最大似然法的自展支持度；外类群未显示
Values above and below the nodes are Bayesian posterior probabilities and bootstrap confidences for Maximum Likelihood analyses respectively; the outgroup taxon *Saurogobio dabryi* is not shown

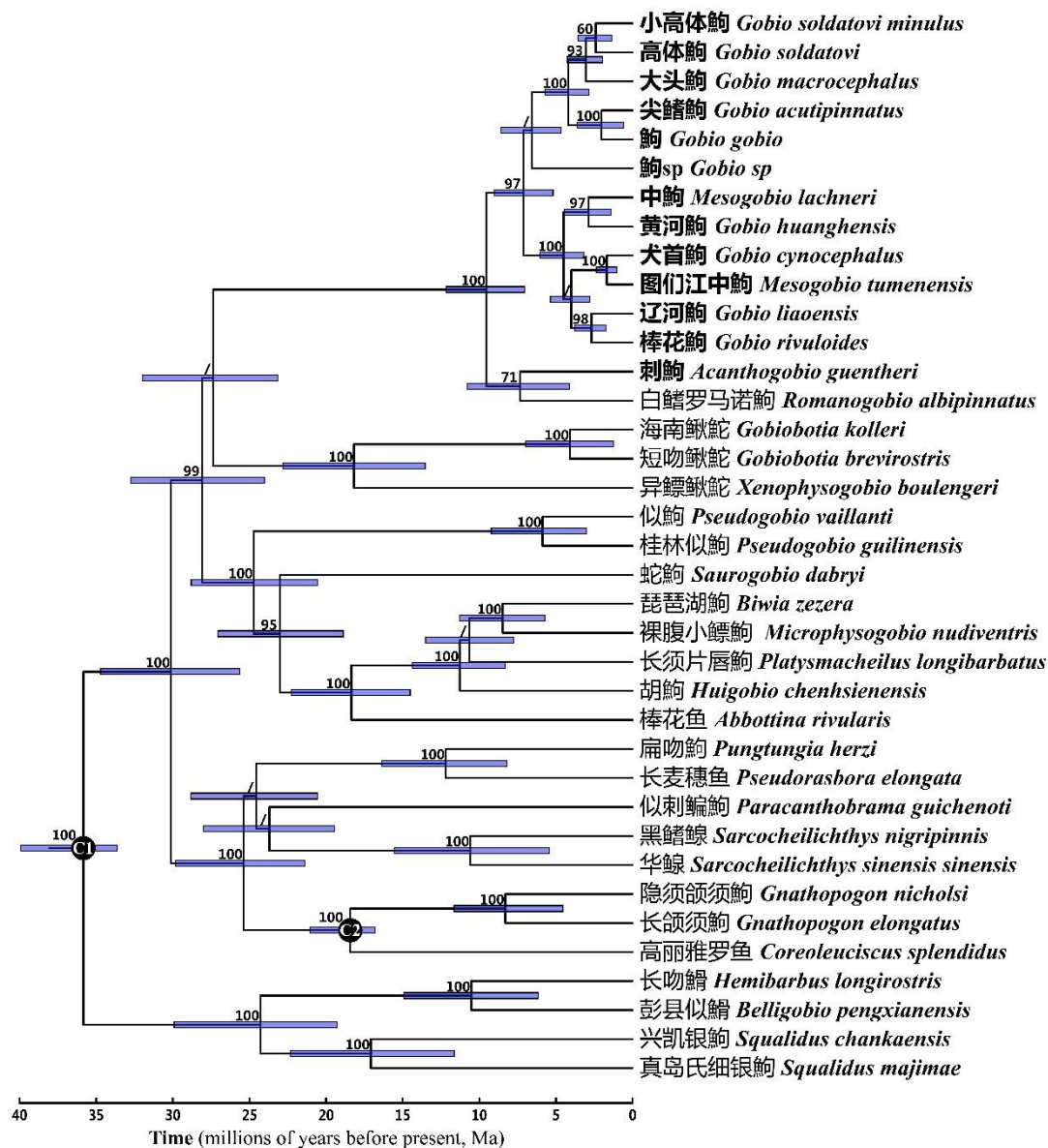


图 3-3 基于多位点联合核基因数据的刺鮡属-中鮡属-鮡属*Beast 时间树

Figure 3-3 Calibrated *Beast time tree of genera *Acanthogobio*, *Mesogobio* and *Gobio* using concatenated multi-loci nuclear genes

蓝色区域为 95%置信区间；节点上方是贝叶斯后验概率；C1、C2 是分子锚定点
Blue bars represent 95% HPD intervals of age estimates; above nodes are Bayesian posterior probabilities; C1 and C2 are the calibration points for molecular dating

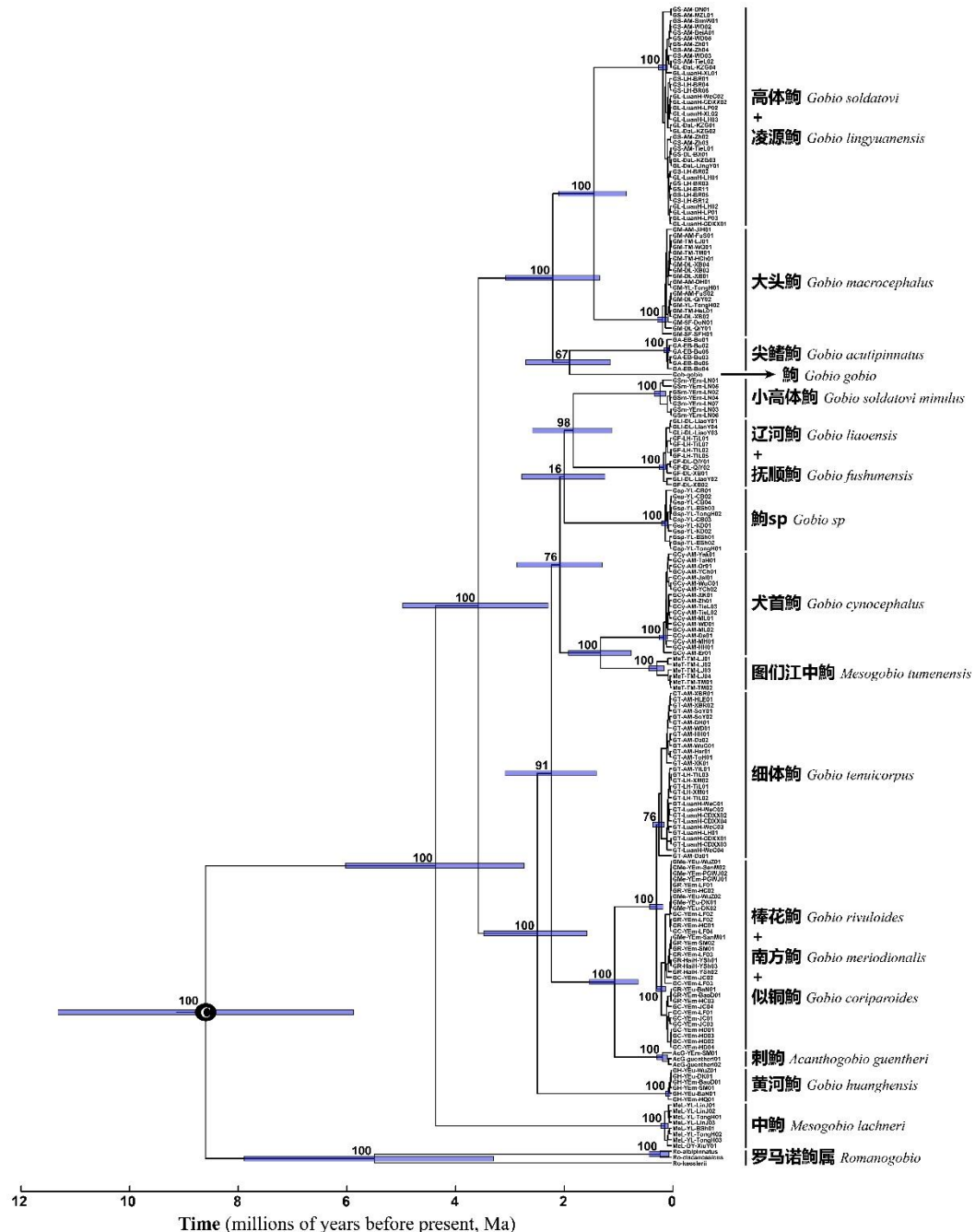


图 3-4 基于线粒体单倍型的刺鮡属-中鮡属-鮡属 Beast 时间树

Figure 3-4 Calibrated Beast time tree of genera *Acanthogobio*, *Mesogobio* and *Gobio* using mitochondrial haplotypes

蓝色区域为 95%置信区间；节点上方是贝叶斯后验概率；C 是基于核基因多位点估算的刺鮡属、中鮡属和鮡属的最近共祖时间（平均值为 9.55Ma，95%置信区间为 7.05-12.18Ma）分子锚定点；外类群蛇鮡未显示

Blue bars represent 95% HPD intervals of age estimates; above nodes are Bayesian posterior probabilities; C is TMRCA (mean 9.55 Ma, 95% confidence interval 7.05-12.18 Ma) of genera *Acanthogobio*, *Mesogobio* and *Gobio* based on molecular dating using nuclear multi-loci; the outgroup taxon *Saurogobio dabryi* is not shown

表 3-1 辽河鮡与抚顺鮡可数性状的计数（括号中是个体数）

Table 3-1 Count of meristic characters of *Gobio liaoensis* and *Gobio fushunensis* (individual numbers in brackets)

可数性状	辽河鮡	抚顺鮡
Meristic characters	<i>Gobio liaoensis</i> (n=4)	<i>Gobio fushunensis</i> (n=8)
背鳍条	iii-7.5 (4)	iii-7.5 (8)
胸鳍条	i-13 (3), i-14 (1)	i-12 (1), i-13 (1), i-14 (5), i-15 (1)
腹鳍条	i-7 (4)	i-7 (8)
臀鳍条	iii-6.5 (4)	iii-6.5 (8)
有孔侧线鳞	36 (1), 37 (2), 39 (1)	36 (7), 37 (1)
尾鳍有孔侧线鳞	3 (1), 4 (3)	3 (3), 4 (4), 5 (1)
背鳍前鳞	13 (2), 14 (1), 15 (1)	12 (3), 13 (1), 15 (4)
侧线上鳞	5.5 (4)	5.5 (6), 6 (1), 6.5 (1)
至腹鳍侧线下鳞	3 (1), 3.5 (3)	3 (1), 3.5 (7)
至臀鳍侧线下鳞	4.5 (4)	4.5 (8)
肛门至臀鳍起点鳞片	5 (2), 6 (2)	3 (1), 4 (1), 5 (5), 6 (1)
围尾柄鳞	12 (4)	12 (8)

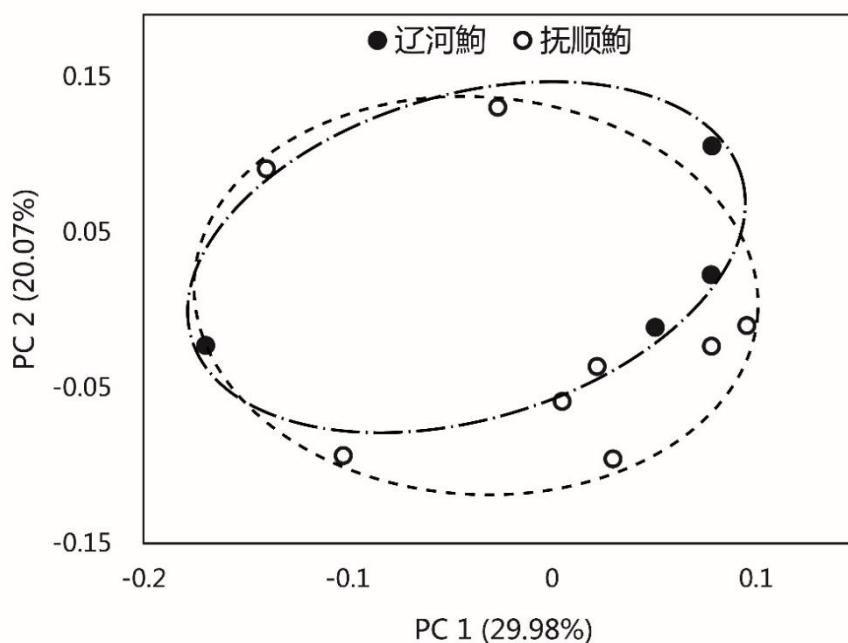


图 3-5 辽河鮡与抚顺鮡可量性状的主成分分析图

Figure 3-5 PCA plot of morphometric characters of *Gobio liaoensis* and *Gobio fushunensis*

横坐标和纵坐标分别为第一和第二主成分

X and Y axes represent the first and second components of PCA analysis

表 3-2 辽河鮡与抚顺鮡的可量性状

Table 3-2 Morphometric characters of *Gobio liaoensis* and *Gobio fushunensis*

可量性状编号	辽河鮡	抚顺鮡
Code of morphometric characters	<i>Gobio liaoensis</i> (n=4)	<i>Gobio fushunensis</i> (n=8)
d1 (mm)	74.8 (68.9-87.2)	64.9 (54.0-89.5)
占体长百分比 (% d1)		
d2	17.8 (15.6-19.8)	18.9 (16.8-20.5)
d3	11.3 (10.5-12.8)	11.5 (9.4-13.2)
d4	33.1 (32.4-34.8)	33.4 (31.7-35.1)
d5	52.9 (52.0-53.4)	52.9 (51.7-55.2)
d6	48.4 (46.8-49.6)	48.1 (46.5-49.7)
d7	40.2 (40.0-40.5)	39.7 (38.1-42.0)
d8	6.8 (1.1-15.2)	11.6 (2.4-19.0)
d9	28.2 (26.2-30.4)	29.3 (26.7-31.3)
d10	20.6 (18.7-22.2)	19.4 (17.0-22.3)
d11	12.4 (11.0-14.7)	11.5 (9.6-13.5)
d12	8.6 (7.2-9.8)	8.1 (6.7-9.8)
d13	18.9 (17.7-20.2)	19.2 (17.9-20.2)
d14	13.0 (12.5-13.6)	13.7 (12.8-14.7)
d15	20.6 (18.3-22.2)	21.8 (19.4-23.4)
d16	8.4 (7.8-9.2)	8.8 (8.1-10.1)
d17	16.3 (14.7-18.3)	17.0 (15.1-19.3)
d18	21.2 (18.7-22.8)	22.7 (20.5-24.5)
d19	18.3 (15.4-21.0)	18.7 (16.5-20.7)
d20	18.8 (17.5-20.7)	19.2 (17.9-20.9)
d21	8.6 (8.3-9.4)	8.7 (8.0-9.5)
d22	24.9 (24.2-25.7)	25.3 (23.9-26.6)
头长的百分比 (% d22)		
d23	56.1 (54.6-57.0)	55.0 (53.6-57.6)
d24	52.2 (50.8-53.4)	51.5 (47.5-58.7)
d25	43.7 (42.5-45.5)	41.7 (40.3-43.2)
d26	25.5 (22.6-27.2)	26.5 (23.3-29.6)
d27	39.4 (35.9-41.8)	39.7 (36.2-43.4)
d28	23.8 (22.2-25.6)	23.6 (22.2-24.4)
d29	32.0 (29.6-34.3)	31.4 (30.2-32.7)
d30	24.6 (22.1-27.5)	24.1 (22.1-28.0)
d31	33.0 (29.7-36.8)	33.7 (29.6-36.2)
d32	26.0 (24.2-29.1)	26.8 (22.7-29.8)
d33	27.9 (22.3-31.4)	27.4 (22.9-31.7)
d34	26.7 (18.2-32.7)	27.7 (19.9-35.2)

显示可量性状的平均值和测量范围；编号对应的可量性状描述见表 2-3。

Shown are values of mean and range of morphometric characters; codes of morphometric characters described in Table 2-3.

表 3-3 棒花鮡、南方鮡与细体鮡可数性状的计数（括号中是个体数）

Table 3-3 Count of meristic characters of *Gobio rivuloides*, *Gobio meridionalis* and *Gobio tenuicarpus* (individual numbers in brackets)

可数性状	棒花鮡	南方鮡	细体鮡
Meristic characters	<i>Gobio rivuloides</i> (n=13)	<i>Gobio meridionalis</i> (n=8)	<i>Gobio tenuicarpus</i> (n=29)
背鳍条	iii-7.5 (13)	iii-7.5 (8)	iii-7.5 (29)
胸鳍条	i-14 (3), i-15 (8), i-16 (2)	i-13 (2), i-14 (2), i-15 (3), i-16 (1)	i-13 (1), i-14 (14), i-15 (11), i-16 (3)
腹鳍条	i-7 (12), i-8 (1)	i-7 (5), i-8 (3)	i-7 (29)
臀鳍条	iii-6.5 (13)	iii-6.5 (8)	iii-6.5 (29)
有孔侧线鳞	35 (2), 36 (1), 37 (6), 38 (4)	35 (1), 36 (4), 37 (2), 38 (1)	38 (4), 39 (4), 40 (14), 41 (7)
尾鳍有孔侧线鳞	4 (8), 5 (5)	3 (4), 4 (4)	3 (2), 4 (26), 5 (1)
背鳍前鳞	11 (1), 12 (1), 13 (8), 14 (3)	12 (2), 13 (2), 14 (2), 15 (2)	12 (5), 13 (12), 14 (7), 15 (4), 16 (1)
侧线上鳞	5.5 (12), 6.5 (1)	5.5 (8)	5.5 (5), 6 (3), 6.5 (21)
至腹鳍侧线下鳞	2.5 (1), 3 (8), 3.5 (4)	3 (2), 3.5 (6)	3 (5), 3.5 (18), 4 (6)
至臀鳍侧线下鳞	3.5 (5), 4 (4), 4.5 (4)	3.5 (6), 4.5 (2)	3.5 (2), 4.5 (26), 5.5 (1)
肛门至臀鳍起点鳞片	5 (1), 6 (6), 7 (5), 8 (1)	5 (2), 6 (3), 7 (3)	5 (5), 6 (15), 7 (7), 8 (2)
围尾柄鳞	12 (10), 13 (2), 15 (1)	12 (8)	12 (4), 13 (2), 14 (23)

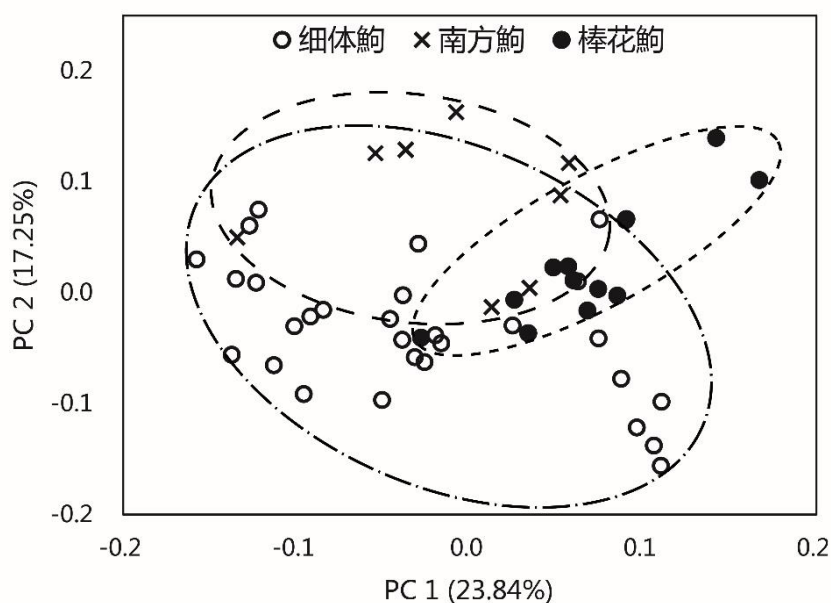


图 3-6 棒花鮡、南方鮡与细体鮡可量性状的主成分分析图

Figure 3-6 PCA plot of morphometric characters of *Gobio rivuloides*, *Gobio meridionalis* and *Gobio tenuicarpus*

横坐标和纵坐标分别为第一和第二主成分

X and Y axes represent the first and second components of PCA analysis

表 3-4 棒花鮡、南方鮡与细体鮡的可量性状

Table 3-4 Morphometric characters of *Gobio rivuloides*, *Gobio meridionalis* and *Gobio tenuicarpus*

可量性状编号	棒花鮡	南方鮡	细体鮡
Code of morphometric characters	<i>Gobio rivuloides</i> (n=13)	<i>Gobio meridionalis</i> (n=8)	<i>Gobio tenuicarpus</i> (n=29)
d1 (mm)	78.2 (51.6-106.3)	73.0 (61.9-82.1)	88.7 (64.9-116.9)
占体长百分比 (% d1)			
d2	20.9 (16.8-23.8)	21.4 (20.0-22.3)	19.2 (16.4-23.3)
d3	12.6 (11.0-15.5)	11.7 (9.4-15.1)	12.2 (8.4-14.4)
d4	32.7 (31.6-34.1)	33.0 (31.7-34.1)	31.6 (29.0-33.8)
d5	56.7 (54.3-59.5)	56.3 (55.0-57.5)	57.0 (54.2-59.9)
d6	45.5 (43.8-47.7)	45.8 (44.9-46.5)	45.2 (42.1-47.0)
d7	42.2 (40.7-43.3)	41.7 (39.4-44.3)	43.1 (39.8-45.9)
d8	12.8 (5.6-20.3)	13.8 (7.0-19.5)	10.7 (3.0-19.2)
d9	26.4 (23.1-30.2)	29.2 (26.7-30.8)	26.1 (24.1-30.1)
d10	21.2 (18.1-24.1)	21.9 (19.9-23.8)	22.1 (19.4-24.6)
d11	9.5 (6.6-11.8)	10.2 (8.4-12.3)	9.9 (8.4-11.3)
d12	11.5 (10.3-13.1)	11.8 (10.5-12.9)	12.4 (10.5-15.3)
d13	17.5 (15.6-20.0)	15.7 (13.6-17.4)	18.6 (15.2-22.5)
d14	14.5 (13.3-15.9)	14.4 (13.1-15.5)	13.9 (12.6-15.3)
d15	23.5 (20.6-26.0)	24.2 (20.9-27.1)	22.9 (20.2-24.9)
d16	9.2 (8.4-10.3)	9.3 (8.3-10.1)	8.6 (7.0-9.9)
d17	17.9 (15.1-19.9)	18.1 (15.6-20.7)	16.6 (14.9-19.3)
d18	21.2 (18.8-22.9)	20.7 (16.6-22.4)	20.5 (18.6-22.6)
d19	18.2 (16.7-19.5)	18.4 (15.8-19.5)	18.0 (16.2-19.8)
d20	17.6 (15.5-18.7)	16.3 (14.8-18.5)	18.1 (15.8-22.0)
d21	10.3 (9.5-11.4)	10.3 (9.4-11.5)	8.9 (7.7-10.5)
d22	24.8 (23.8-26.2)	24.5 (23.2-25.5)	24.6 (22.6-26.4)
头长的百分比 (% d22)			
d23	59.5 (54.2-62.1)	59.7 (56.8-63.5)	57.2 (51.4-63.0)
d24	60.6 (55.7-69.1)	53.9 (49.3-61.4)	54.5 (48.8-64.1)
d25	37.8 (34.7-41.4)	38.8 (35.0-42.3)	42.0 (37.8-46.1)
d26	21.0 (17.7-24.9)	22.4 (20.0-25.2)	22.1 (18.6-25.3)
d27	45.0 (42.3-47.7)	45.1 (42.8-47.2)	42.0 (39.1-45.7)
d28	24.0 (22.6-27.1)	23.3 (19.6-24.8)	24.0 (20.8-27)
d29	31.4 (27.6-33.0)	31.2 (29.0-34.8)	30.7 (27.3-33.3)
d30	28.7 (26.8-31.4)	27.8 (26.1-29.8)	27.0 (23.1-31.2)
d31	32.8 (30.5-35.1)	31.3 (30.2-32.5)	33.6 (30.1-39.5)
d32	27.8 (25.9-29.4)	26.6 (23.4-28.5)	27.9 (23.8-31.2)
d33	29.9 (26.9-33.5)	26.9 (24.7-29.7)	27.3 (22.6-34.7)
d34	37.4 (31.9-43.7)	37.1 (33.9-42.2)	36.1 (28.5-44.0)

显示可量性状的平均值和测量范围；编号对应的可量性状描述见表 2-3。

Shown are values of mean and range of morphometric characters; codes of morphometric characters described in Table 2-3.

表 3-5 高体鮡、凌源鮡与小高体鮡可数性状的计数（括号中是个体数）

Table 3-5 Count of meristic characters of *Gobio soldatovi*, *Gobio lingyuanensis* and *Gobio soldatovi minus* (individual numbers in brackets)

可数性状	高体鮡	凌源鮡	小高体鮡
Meristic characters	<i>Gobio soldatovi</i> (n=11)	<i>Gobio lingyuanensis</i> (n=16)	<i>Gobio soldatovi minus</i> (n=6)
背鳍条	iii-7.5 (11)	iii-7.5 (16)	iii-7.5 (6)
胸鳍条	i-14 (3), i-15 (6), i-16 (2)	i-13 (1), i-14 (5), i-15 (7), i-16 (3)	i-13 (1), i-14 (2), i-15 (3)
腹鳍条	i-7 (11)	i-7 (16)	i-7 (6)
臀鳍条	iii-6.5 (11)	iii-6.5 (16)	iii-6.5 (6)
有孔侧线鳞	34 (2), 35 (7), 36 (2)	35 (5), 36 (10), 37 (1)	36 (1), 37 (3), 38 (2)
尾鳍有孔侧线鳞	4 (7), 5 (4)	4 (16)	3 (3), 4 (3)
背鳍前鳞	12 (1), 13 (4), 14 (3), 15 (1), 17 (2)	12 (3), 13 (4), 14 (3), 15 (4), 16 (2)	14 (1), 15 (1), 17 (1), 18 (1), 缺 (2)
侧线上鳞	5.5 (2), 6.5 (9)	5.5 (1), 6 (3), 6.5 (9), 7 (2), 7.5(1)	6.5 (3), 7 (1), 7.5(2)
至腹鳍侧线下鳞	3.5 (1), 4 (4), 4.5 (5), 5 (1)	3.5 (1), 4 (9), 4.5 (6)	4.5 (2), 5 (1), 5.5 (3)
至臀鳍侧线下鳞	4.5 (4), 5.5 (7)	4.5 (10), 5 (2), 5.5 (4)	5 (1), 5.5 (4), 6.5 (1)
肛门至臀鳍起点鳞片	3 (6), 4 (5)	3 (9), 4 (7)	3 (2), 4 (4)
围尾柄鳞	12 (3), 14 (5), 16 (3)	14 (4), 15 (3), 16 (9)	16 (5), 17 (1)

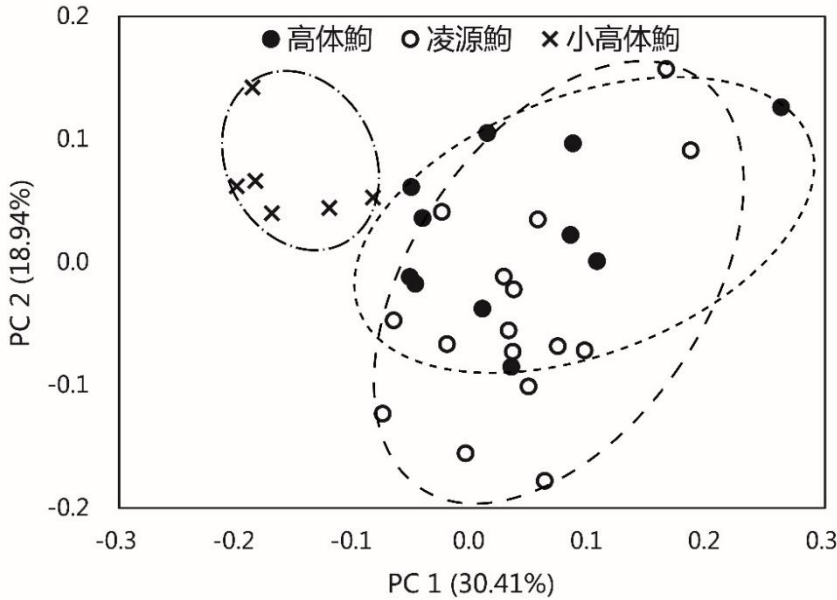


图 3-7 高体鮡、凌源鮡与小高体鮡可量性状的主成分分析图

Figure 3-7 PCA plot of morphometric characters of *Gobio soldatovi*, *Gobio lingyuanensis* and *Gobio soldatovi minus*

横坐标和纵坐标分别为第一和第二主成分

X and Y axes represent the first and second components of PCA analysis

表 3-6 高体鮡、凌源鮡与小高体鮡的可量性状

Table 3-6 Morphometric characters of *Gobio soldatovi*, *Gobio lingyuanensis* and *Gobio soldatovi minus*

可量性状编号 Code of morphometric characters	高体鮡 <i>Gobio soldatovi</i> (n=11)	凌源鮡 <i>Gobio lingyuanensis</i> (n=16)	小高体鮡 <i>Gobio soldatovi minus</i> (n=6)
d1 (mm)	66.1 (53.2-79.0)	77.3 (56.0-113.3)	74.8 (67.2-90.5)
占体长百分比 (% d1)			
d2	23.1 (20.4-25.6)	23.2 (19.0-26.0)	20.9 (17.7-23.1)
d3	12.6 (10.7-15.5)	14.0 (12.0-16.3)	12.8 (11.1-13.8)
d4	36.0 (34.7-37.5)	35.0 (31.6-36.6)	34.7 (33.7-36.5)
d5	52.4 (50.5-54.0)	53.8 (49.9-55.8)	51.6 (50.5-52.2)
d6	50.0 (48.2-51.8)	49.6 (48.1-50.9)	50.1 (48.8-52.7)
d7	37.8 (36.0-40.7)	39.2 (37.3-41.0)	38.3 (36.8-39.3)
d8	5.0 (3.3-9.0)	6.7 (3.3-11.3)	20.6 (15.0-24.7)
d9	27.8 (24.7-29.8)	25.8 (24.1-27.3)	29.2 (26.9-31.5)
d10	18.2 (15.5-19.7)	17.0 (14.5-19.2)	19.7 (18.0-21.3)
d11	12.3 (11.1-14.4)	11.7 (9.7-14.1)	13.5 (12.7-14.3)
d12	5.7 (4.3-6.9)	5.5 (4.3-6.7)	6.5 (5.5-7.5)
d13	17.7 (15.4-20.1)	18.2 (16.0-19.5)	16.2 (15.2-18.0)
d14	14.3 (12.4-16.2)	14.3 (12.9-16.1)	13.2 (12.3-14.7)
d15	22.0 (19.8-25.6)	22.7 (17.9-25.1)	23.0 (21.7-24.5)
d16	8.9 (7.6-9.8)	8.9 (7.7-10.0)	8.2 (7.2-9.0)
d17	17.5 (14.9-19.7)	18.1 (14.2-20.2)	18.2 (16.8-19.1)
d18	20.5 (17.9-23.3)	21.1 (17.4-23.6)	20.6 (19.6-21.5)
d19	16.9 (12.3-19.2)	17.4 (13.9-19.3)	16.8 (15.5-17.8)
d20	18.7 (17.6-19.8)	19.3 (17.2-21.0)	18.0 (17.1-19.4)
d21	10.3 (9.5-12.2)	11.1 (9.8-12.1)	10.6 (9.7-11.1)
d22	28.5 (27.1-29.7)	28.2 (27.1-29.9)	28.1 (27.0-30.3)
头长的百分比 (% d22)			
d23	60.8 (56.5-63.9)	62.9 (59.5-69.5)	59.4 (56.5-61.6)
d24	51.6 (47.6-55.9)	56.0 (48.6-62.1)	56.1 (52.3-60.1)
d25	39.0 (35.3-42.9)	40.4 (34.7-47.5)	44.7 (42.9-46.2)
d26	22.5 (20.3-25.4)	20.4 (18.4-23.2)	20.4 (17.6-22.4)
d27	44.8 (40.7-49.0)	45.9 (44.1-50.6)	43.2 (41.6-44.5)
d28	23.7 (21.4-25.2)	24.4 (20.4-27.3)	25.2 (23.4-27.6)
d29	32.2 (29.6-36.3)	32.6 (28.8-37.1)	31.0 (28.7-32.3)
d30	29.9 (26.0-34.4)	31.1 (28-34.8)	28.9 (25.7-32.4)
d31	29.7 (25.7-34.2)	30.1 (26.9-34.3)	31.4 (30.4-32.2)
d32	26.0 (22.4-28.3)	24.9 (22.2-27.5)	27.7 (25.9-29.9)
d33	23.5 (17.2-28.1)	25.1 (22.6-27.9)	28.8 (27.1-30.5)
d34	24.0 (16.5-29.2)	25.2 (15.6-32)	32.6 (28.8-36.2)

显示可量性状的平均值和测量范围；编号对应的可量性状描述见表 2-3。

Shown are values of mean and range of morphometric characters; codes of morphometric characters described in Table

2-3.

表 3-7 鮡 sp 与中鮡可数性状的计数（括号中是个体数）

Table 3-7 Count of meristic characters of *Gobio sp* and *Mesogobio lachneri* (individual numbers in brackets)

可数性状	鮡 sp	中鮡
Meristic characters	<i>Gobio sp</i> (n=11)	<i>Mesogobio lachneri</i> (n=8)
背鳍条	iii-7.5 (11)	iii-7.5 (8)
胸鳍条	i-15 (4), i-16 (6), i-17 (1)	i-12 (1), i-13 (4), i-14 (3)
腹鳍条	i-7 (11)	i-7 (8)
臀鳍条	iii-6.5 (11)	iii-6.5 (8)
有孔侧线鳞	37 (1), 38 (7), 39 (3)	37 (4), 38 (4)
尾鳍有孔侧线鳞	3 (2), 4 (8), 5 (1)	3 (1), 4 (7)
背鳍前鳞	12 (2), 13 (5), 14 (2), 15 (2)	12 (3), 13 (3), 14 (2)
侧线上鳞	5.5 (10), 6.5 (1)	5.5 (8)
至腹鳍侧线下鳞	3.5 (4), 4 (2), 4.5 (5)	3.5 (8)
至臀鳍侧线下鳞	4.5 (11)	3.5 (2), 4.5 (6)
肛门至臀鳍起点鳞片	5 (5), 6 (6)	5 (1), 6 (5), 7(2)
围尾柄鳞	12 (10), 14 (1)	12 (8)

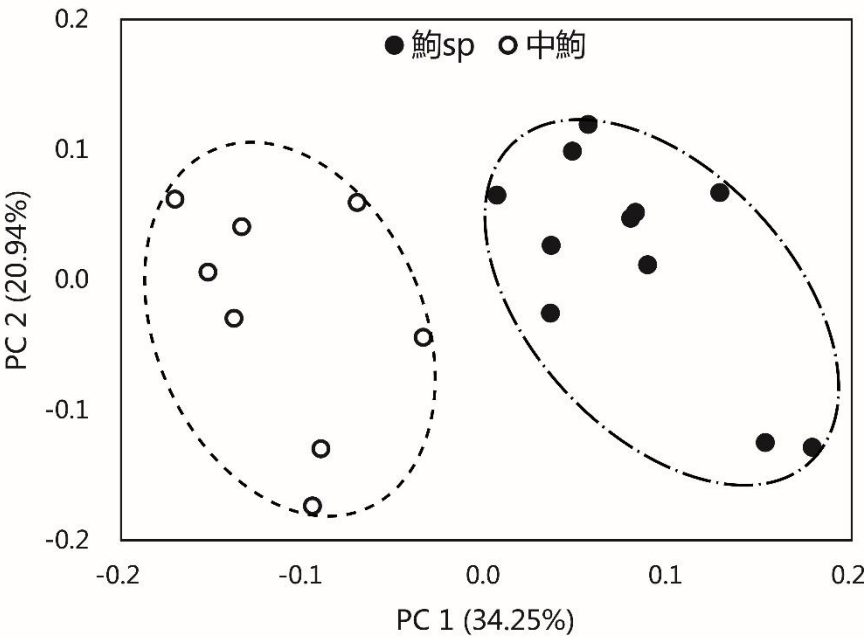


图 3-8 鮡 sp 与中鮡可量性状的主成分分析图

Figure 3-8 PCA plot of morphometric characters of *Gobio sp* and *Mesogobio lachneri*

横坐标和纵坐标分别为第一和第二主成分

X and Y axes represent the first and second components of PCA analysis

表 3-8 鮡 sp 与中鮡的可量性状

Table 3-8 Morphometric characters of *Gobio sp* and *Mesogobio lachneri*

可量性状编号	鮡 sp	中鮡
Code of morphometric characters	<i>Gobio sp</i> (n=11)	<i>Mesogobio lachneri</i> (n=8)
d1 (mm)	79.9 (48.1-100.6)	87.7 (71.4-100.6)
占体长百分比 (% d1)		
d2	21.6 (19.7-23.9)	20.8 (19.1-23.0)
d3	12.9 (10.6-15.4)	13.1 (12.0-15.8)
d4	34.6 (32.2-36.8)	33.7 (32.2-35.5)
d5	52.6 (50.5-54.9)	54.2 (51.6-56.2)
d6	50.4 (47.9-52.2)	48.9 (46.3-50.9)
d7	39.5 (37.4-42.7)	40.7 (38.2-42.7)
d8	2.6 (1.0-4.2)	5.8 (2.7-7.4)
d9	28.5 (24.4-32.3)	28.9 (27.7-30.3)
d10	21.0 (18.3-24.3)	21.1 (19.0-23.1)
d11	11.5 (9.2-13.7)	11.0 (10.2-12.8)
d12	9.6 (8.3-12.7)	10.4 (8.6-11.9)
d13	17.4 (15.8-19.3)	19.3 (17.6-20.8)
d14	13.3 (12.5-13.7)	13.8 (13.0-14.6)
d15	23.1 (21.5-24.3)	23.8 (22.3-25.5)
d16	7.8 (7.1-9.0)	8.1 (7.0-8.9)
d17	17.9 (15.5-20.0)	20.0 (19.5-20.9)
d18	22.0 (20.0-23.6)	24.7 (23.1-26.0)
d19	17.7 (15.5-19.9)	20.0 (18.8-21.0)
d20	17.8 (15.2-20.8)	19.8 (18.0-21.2)
d21	10.4 (9.3-11.2)	9.7 (9.2-10.1)
d22	27.1 (25.7-29.3)	24.8 (23.3-25.7)
头长的百分比 (% d22)		
d23	61.9 (56.5-66.9)	61.4 (58.9-64.1)
d24	54.5 (47.8-61.8)	62.1 (58.9-67.0)
d25	41.9 (38.5-44.9)	45.5 (43.8-47.8)
d26	27.4 (22.9-32.9)	25.0 (22.8-27.1)
d27	39.8 (37.2-42.0)	39.8 (37.5-42.4)
d28	23.6 (19.7-26.4)	27.5 (24.0-29.8)
d29	31.5 (27.2-35.0)	35.7 (34.0-38.1)
d30	28.8 (25.6-32.7)	23.3 (20.0-26.1)
d31	33.8 (31.5-38.2)	38.6 (34.7-42.4)
d32	27.0 (23.7-30.4)	28.5 (26.6-31.8)
d33	30.0 (24.9-34.2)	34.1 (24.8-40.1)
d34	29.3 (25.8-34.0)	29.1 (26.6-32.9)

显示可量性状的平均值和测量范围；编号对应的可量性状描述见表 2-3。

Shown are values of mean and range of morphometric characters; codes of morphometric characters described in Table 2-3.

3.3 形态学分析

辽河鮡与抚顺鮡的可数性状见表 3-1，其中没有形成了间断性差异的可数性状来区分两个物种。可量性状见表 3-2，对其主成分分析结果（图 3-5）表明两个物种不能很好地通过可量性状加以区分。

棒花鮡、南方鮡与细体鮡的可数性状见表 3-3，其中没有形成了间断性差异的可数性状来区分三个物种。可量性状见表 3-4，对其主成分分析结果（图 3-6）表明三个物种不能很好地通过可量性状加以区分。

高体鮡、凌源鮡与小高体鮡的可数性状见表 3-5，其中没有形成了间断性差异的可数性状来区分三个物种。可量性状见表 3-6，对其主成分分析结果（图 3-7）表明高体鮡与凌源鮡之间不能很好地通过可量性状加以区分，但小高体鮡则能通过裸露区长度等性状与另外两个物种显著区别开来。

与新种形态最相似，且分布地亦有所重叠的物种为中鮡，二者的可数性状见表 3-7，其中胸鳍条数在二者之间具有显著的间断性差异。可量性状见表 3-8，对其主成分分析结果（图 3-8）表明二者能通过眼间距和胸鳍长等可量性状显著区分开来。

四、讨论

4.1 分类厘定

中鮡属长期来都未受过分类争议，直到 Yang 等发现图们江中鮡基于线粒体基因的系统发育位置杂糅在鮡属内部^[9]，Tang 等再次使用了 Yang 等的一条序列进行分析，并提出将图们江中鮡划归鮡属，但由于缺乏中鮡属模式种中鮡的分子信息，Tang 等未能对中鮡属的分类地位进行有效定夺^[10]。本研究首次获得了中鮡属全部两个物种的标本，综合运用了多位点核基因与线粒体单倍型进行系统发育关系分析，并结合了形态特征的比较。在分子上，基于多位点核基因与线粒体单倍型的系统发育关系分析均显示中鮡属为一多系群，嵌套在整个鮡属谱系的内部；在形态学上，中鮡属与鮡属之间未发现可显著区分二者的诊断特征，而中国动物志用于区分二者的特征（唇部角质缘与小乳突的有无）在形态分析的结果中并未表现出显著的差异，并且显示出一定的连续性变异。因此，本研究结果提供了充分的证据来支持将中鮡属定为鮡属的同物异名。

对于高体鮡与凌源鮡，Berg 与 Nichols 均认为凌源鮡是高体鮡的同物异名^{[14][25]}，但后续研究则基本认同凌源鮡为有效种^{[2][20][26]}。鲤科鱼类志根据背鳍起点位置及尾柄长短来区分高体鮡与凌源鮡^[26]，动物志则根据背鳍起点位置、胸鳍末端位置及胸部裸露区是否扩展来区分二者^[2]。本研究基于多位点核基因与线粒体单倍型的系统发育关系分析均显示高体鮡与凌源鮡的所有个体杂糅在一起成为一个单系群，而且形态分析也显示二者没有显著的形态差异，鲤科鱼类志与动物志使用的诊断特征均表现出连续性变异。因此，本研究支持凌源鮡为高体鮡的同物异名，后文将二者合并称为高体鮡。类似的，对于抚顺鮡-辽河鮡以及似铜鮡-刺鮡，本研究基于多位点核基因与线粒体单倍型的系统发育关系分析均显示这每对物种的所有个体杂糅在一起成为一个单系群，而且形态分析也显示每对物种内没有显著的形态差异。因此，本研究支持抚顺鮡为辽河鮡的同物异名，似铜鮡为刺鮡的同物异名。后文将刺鮡与似铜鮡合并称为刺鮡属，并在 4.3 节对刺鮡属的分类地位有效性进行详细阐述。棒花鮡、南方鮡与细体鮡之间也存在类似的同物异名修订问题，但由于三者间的谱系分化还显示出关于物种形成过程的证据，因此在 4.2 节中单独进行详细阐述。

高体鮡的亚种小高体鮡由 Nichol 首先描述^[24],并依据须长较眼径的长短及胸鳍末端位置两个特征来区分高体鮡与小高体鮡亚种^[25]。Berg 认为小高体鮡是高体鮡的同物异名^[14]。乐佩琦认为小高体鮡是凌源鮡的同物异名^[2],但由于小高体鮡比凌源鮡更早提出,此修订显然有违 ICZN 基本命名法则(International Commission on Zoological Nomenclature)。此后,鲜有研究进一步关注小高体鮡的分类问题,其分子信息也从未被收集分析过。本研究首次获得了小高体鮡的分子信息,并进行了基于多位点核基因与线粒体单倍型的系统发育关系分析和形态学分析。结果表明,小高体鮡在分子上聚为一个良好的单系群,且不与高体鮡形成嵌套或姊妹群关系;在形态学上,小高体鮡可使用裸露区长度与高体鮡显著区分开来。因此,本研究结果支持将小高体鮡亚种提升为一个有效物种。

另外,本研究还获得了一个鮡属新种鮡 sp,多位点核基因与线粒体单倍型的系统发育分析均支持该新种为一良好单系,形态学分析也表明可通过胸鳍条数、眼间距和胸鳍长等性状将该新种与和其形态最相似,分布地亦有所重叠的中鮡有效区别开来。后续研究将以新种的方式正式发表这一物种。

4.2 正在发生的边域物种形成

细体鮡、棒花鮡与南方鮡三个物种之间未有过分类争议。乐佩琦根据肛门位置与尾柄粗细区分开细体鮡与后二者,根据围尾柄鳞数与体侧黑斑的有无区分棒花鮡与南方鮡;细体鮡分布于黑龙江、滦河流域,棒花鮡与南方鮡记录中的分布区域为黄河、海河流域^[2]。棒花鮡与南方鮡均从未使用分子手段进行过系统发育分析。本研究首次同时获得了这三个物种的分子信息,并进行了基于多位点核基因与线粒体单倍型的系统发育关系分析和形态学分析。结果显示,在系统发育上棒花鮡与南方鮡杂糅在一起成为一个遗传多样性较低的良好单系群,而细体鮡则形成一个遗传多样性很高的并系群,与棒花鮡-南方鮡谱系一起形成一个良好的单系群;在形态上,历史文献中广泛使用的诊断特征均表现出连续性变异与不稳定性,不能很好地区分开这三个物种。本研究得到的此三个物种之间的系统发育关系与 Takács 等人报道的多瑙河流域的鮡属物种形成过程类似^[16],是一种典型的物种形成过程的中间模式。Losos 指出,凭借种间系统发育关系并不能严密地推断历史物种形成的地理模式,其关键原因之一在于当下已分化物种的地理分布

范围并不能代表物种形成时期的地理分布范围^[46]，因此正在发生的物种形成案例对于物种形成的地理模式探讨十分可贵。本研究中，细体鮡谱系为一高多样性并系，分布于广大的黑龙江、辽河、滦河流域；而棒花鮡-南方鮡谱系为一低多样性单系，分布于黄河、海河流域，范围相对较小。二者之间系统发育关系及地理分布范围的不对称性是边域物种形成的典型判断依据。综上，本研究结果认为细体鮡、棒花鮡、南方鮡三者尚未分化出完整独立的多个物种，细体鮡、南方鮡应作为棒花鮡的同物异名，但细体鮡与棒花鮡-南方鮡谱系之间正在发生典型的边域物种形成过程。后文将棒花鮡、南方鮡、细体鮡合并称为棒花鮡。

4.3 刺鮡属与鮡属间的线粒体袭夺

刺鮡属长期来都未受过分分类争议，直到 Yang 等发现刺鮡基于线粒体基因的系统发育位置杂糅在鮡属内部^[9]。虽然 Yang 等已指出，仅使用线粒体基因不能排除刺鮡受到鮡属线粒体袭夺的可能性，但 Tang 等再次使用了 Yang 等的一条序列分析，并提出将刺鮡划归鮡属^[10]。本研究首次获得了刺鮡属的多位点核基因分子证据，综合运用了核基因与线粒体单倍型进行系统发育关系分析，并结合了形态特征的比较。基于核基因多位点的系统发育分析显示刺鮡属为一单系群，并与罗马诺鮡属互为姊妹群，因此刺鮡属的有效性得以确立。而基于线粒体单倍型的系统发育关系分析显示所有刺鮡属个体与棒花鮡杂糅在一起聚为一个鮡属谱系内的单系群，并且基于线粒体单倍型的刺鮡属最近共祖时间大大晚于基于核基因多位点的刺鮡属最近共祖时间，由此进一步支持了 Yang 等指出的可能性，刺鮡属线粒体被鮡属物种棒花鮡袭夺。

4.4 研究意义与研究展望

本研究对中国刺鮡属、中鮡属及鮡属鱼类进行了全面准确的分类厘定，发现了鮡属与刺鮡属之间存在的线粒体袭夺现象以及鮡属中正在发生的边域性物种形成过程。这些研究结果对这三属鱼类的种质资源作出了科学全面的记录与评估，在实践应用中为其生物多样性及遗传资源的保护与管理提供了科学依据，在科学研究上则为进一步的关于物种形成机制或生物多样性维持机制的研究提供了重要的案例与基础。后续更深入的研究工作应进一步尝试应用更丰富更前沿的形态

与分子分析方法，从而更好地支持本研究现有结论；另一方面，应加强对于鮡属鱼类在生物地理学层面的讨论，尤其对于欧洲鮡属物种的分化过程，还需要通过国内外实验室的合作交流，整合现有鮡属鱼类的大量标本与分子数据，广泛查阅更细致详细的地理历史事件，方能全面揭示鮡属鱼类的生物地理学进化历史。

参考文献

- [1] Mendel, J. et al. Molecular phylogeny of the genus *Gobio* Cuvier, 1816 (Teleostei: Cyprinidae) and its contribution to taxonomy[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2008, 47(3): 1061-1075.
- [2] 陈宜瑜等: 中国动物志[M], 北京: 科学出版社, 1998。
- [3] Kottelat, M., Freyhof, J. *Handbook of European Freshwater Fishes*[M]. Cornol, Switzerland and Berlin, Germany: Kottelat and Freyhof, 2007.
- [4] 解玉浩: 东北地区淡水鱼类[M], 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 2007。
- [5] 杜天奎, 张大治, 丁华: 棒花鮡生物学的初步研究[J], *宁夏大学学报 (自然科学版)*, 2002, 23 (4): 364-366。
- [6] 祁得林, 杨成: 黄河鮡 *Cytb* 基因克隆及其在鮡属中的系统发育[J], *青海大学学报 (自然科学版)*, 2009, 27 (3): 38-42。
- [7] 王雯, 贾银涛, 陈毅峰: 绥芬河三种经济鱼类的生物学特性研究[J], *安徽师范大学学报 (自然科学版)*, 2012, 35 (5): 466-470。
- [8] Eschmeyer W. N., Fricke R., van der Laan R. *Catalog of fishes: genera, species, references*[EB/OL]. [2018-4-27], <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>.
- [9] Yang J., He S., Freyhof J., Witte K., Liu H. The phylogenetic relationships of the Gobioninae (Teleostei: Cyprinidae) inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences[J]. *Hydrobiologia*, 2006, 553(1): 255-266.
- [10] Tang K. L. et al. Phylogeny of the gudgeons (Teleostei: Cyprinidae: Gobioninae)[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2011, 61(1): 103-124.
- [11] Bănărescu P. M. Weitere systematische Studien uiber die Gattung *Gobio* (Pisces, Cyprinidae), insbesondere im Donaubecken[J]. *Vestnik Ceskoslovenske Spolecnosti Zoologicke*, 1961, 25 (4): 318-346.
- [12] Naseka A. M. Comparative study on the vertebral column in the Gobioninae (Cyprinidae, Pisces) with special reference to its systematics[J]. *Publicaciones Especiales Instituto Espanol de Oceanografia*, 1996, 21: 149-167.
- [13] Naseka A. M., Freyhof J. *Romanogobio parvus*, a new gudgeon from River Kuban[J]. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 2004, 15(1): 17-23.
- [14] Berg L. S. *Freshwater fishes of the USSR and adjacent countries*[M]. Moscow-Leningrad: Izd. AN SSSR, 1949.
- [15] Kottelat M., Persat H. The genus *Gobio* in France, with redescription of *G. gobio* and description of two new species (Teleostei: Cyprinidae)[J]. *Cybum*, 2005, 29(3): 211-234.
- [16] Takacs P. et al. Genetic Heterogeneity Reveals On-Going Speciation and Cryptic Taxonomic Diversity of Stream-Dwelling Gudgeons (Teleostei, Cyprinidae) in the Middle Danubian Hydrosystem (Hungary)[J]. *PLOS ONE*, 2014, 9(5): e97278.
- [17] Bogutskaya N. G., Naseka A. M., Shedko S. V., Vasil'eva E. D., Chereshev I. A. The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography[J]. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 2008, 19(4): 301-366.

- [18]Liu H. Z., Yang J. Q., Tang Q. Y. Estimated evolutionary tempo of East Asian gobionid fishes (Teleostei: Cyprinidae) from mitochondrial DNA sequence data[J]. Chinese Science Bulletin, 2010, 55(15): 1501-1510.
- [19]Kottelat M. Fishes of Mongolia[M]. Washington DC USA: The World Bank, 2006.
- [20]张春光, 赵亚辉: 中国内陆鱼类物种与分布[M], 北京: 科学出版社, 2016。
- [21]Bănărescu P. M., Nalbant T. T. New Gudgeon of the Genus Gobio from Shansi (Pisces, Cyprinidae) [J]. American Museum Novitates, 1966, 2275:1-10.
- [22]Bănărescu P. M. A critical updated checklist of Gobioninae (Pisces, Cyprinidae)[J]. Travaux Du Museum D'histoire Naturelle "Grigore Antipa", 1992, 32: 303-330.
- [23]Mousavi-Sabet H., Ganjbakhsh B., Geiger M. F., Freyhof, J. Redescription of Gobio nigrescens from the Hari River drainage (Teleostei: Cyprinidae)[J]. Zootaxa, 2016, 4114(1):71-80.
- [24]Nichols, J. T. Some Chinese fresh-water fishes[J]. American Museum Novitates, 1925, 181: 1-8.
- [25]Nichols, J. T. The Fresh-Water Fishes of China[M]. New York: The American Museum of Natural History, 1943.
- [26]伍献文: 中国鲤科鱼类志[M], 上海: 上海人民出版社, 1977。
- [27]Bănărescu P. M., Nalbant T. T. Pisces, Teleostei, Cyprinidae (Gobioninae) [M]. Berlin: Walter de Gruyter, 1973.
- [28]Madeira M. J., Gómez-Moliner B. J., Doadrio I. Genetic Characterization Of Gobio Gobio Populations Of The Iberian Peninsula Based On Cytochrome B Sequences[J]. Folia Zoologica, 2005, 54(1): 5-12.
- [29]Miller S. A., Dykes D. D., Polesky H. F. A simple salting out procedure for extracting DNA from human nucleated cells[J]. Nucleic Acids Research, 1988, 16(3): 1215.
- [30]陈安慧: 鲇亚科鱼类的分子系统发育关系研究[D], 上海: 复旦大学, 2014。
- [31]Katoh K., Standley D. M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability[J]. Molecular Biology and Evolution, 2013, 30(4): 772-780.
- [32]Xia X. DAMBE6: New Tools for Microbial Genomics, Phylogenetics, and Molecular Evolution[J]. Journal of Heredity, 2017, 108(4): 431-437.
- [33]Stephens M., Smith N. J., Donnelly P. A new statistical method for haplotype reconstruction from population data[J]. American Journal of Human Genetics, 2001, 68(4): 978-989.
- [34]Lanfear R., Frandsen P. B., Wright A. M., Senfeld T., Calcott B. PartitionFinder 2: New Methods for Selecting Partitioned Models of Evolution for Molecular and Morphological Phylogenetic Analyses[J]. Molecular Biology and Evolution, 2017, 34(3): 772-773.
- [35]Darriba D., Taboada G. L., Doallo R., Posada D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing[J]. Nature Methods, 2012, 9(8): 772.
- [36]Ronquist F. et al. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space[J]. Systematic Biology, 2012, 61(3):

539-542.

- [37] Rambaut A., Suchard M., Alexei D. Tracer v1.6[CP]. [2014], <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer>.
- [38] Warren D. L., Geneva A. J., Lanfear R. RWTY (R We There Yet): An R Package for Examining Convergence of Bayesian Phylogenetic Analyses[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2017, 34(4): 1-18.
- [39] Stamatakis A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies[J]. *Bioinformatics*, 2014, 30(9): 1312-1313.
- [40] Bouckaert R. et al. BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis[J]. *Plos Computational Biology*, 2014, 10(4):1-6.
- [41] 李玉火: 鮡亚科鯨属鱼类的系统学和生物地理学研究[D], 上海: 复旦大学, 2018。
- [42] Drummond A. J., Rambaut A. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees[J]. *Bmc Evolutionary Biology*, 2007, 7(1): 214.
- [43] Armbruster J. W. Standardized measurements, landmarks, and meristic counts for cypriniform fishes[J]. *Zootaxa*, 2012(3586): 8-16.
- [44] Hammer Ø., Harper D A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis[J]. *Palaeontologia Electronica*, 2001, 4(1): 1-9.
- [45] Burnaby T. P. Growth-invariant discriminant functions and generalized distances[J]. *Biometrics*, 1966, 22(1): 96-110.
- [46] Losos J. B., Glor R. E. Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, 18(5):220-227.

致谢

感谢傅萃长教授对本课题的悉心指导与认真监督，更想感谢傅老师在过去两年里对我身心成长与学业思考的无私关心与循循指引，让我收获了人生第一段最珍贵的全面而系统的科研训练，也让我在科研道路最初的摸索与探寻过程之中渐渐明晰了许多值得长久铭记的道理与初心。

感谢复旦曦源项目与生科院拔尖计划的资助，更想感谢所有评审老师在每次考察答辩中给予的诸多建议与启发，以及所有来自不同小方向的同学在每次交流活动中的思想碰撞与分享，让我在长期系统化的研究过程中能时时听见新鲜的观点与提醒，保持眼界与心胸的开阔。

感谢复旦生物地理学实验室柴捷、陈赟、傅军伟、何欢、杨喜书在标本采集中给予的帮助，童婕、张瑕在分子实验中给予的帮助，李明月在形态学测量中给予的帮助，易天宇在标本照拍摄上给予的指导，以及李玉火在数据分析上给予的指导。更想感谢在实验室两年多时间的学习生活里，每一位师兄师姐给予的真诚关心与照顾，让我不仅从他们身上收获了许多研究过程与学业规划上的经验与建议，更收获了如同班同学一样美好而长久的友谊。

感谢复旦生态与进化生物学系每一位老师对我的教导与关爱，这三年在生态学专业的学习、野外考察与课下交流中，从他们身上直接地领会到了生态学的多姿多彩与科研工作者的一腔热忱，也幸运地在许多迷茫时候得到了潘晓云、吴纪华等多位老师智慧而真诚的指引。大学四年最荣幸的事情便是成为了复旦生态学的第一届本科生，而生态学系所有前辈们的引领，最终让我在离开复旦校园后继续坚定而满怀热诚地踏上生态学科科研工作的下一段征程。

脚印会旧，梦还在走。

蒲元舒

2018年5月25日 于江湾

《学位论文作假行为处理办法》(节选)

(中华人民共和国教育部令第34号发布,自2013年1月1日起施行)

第二条 向学位授予单位申请博士、硕士、学士学位所提交的博士学位论文、硕士学位论文和本科学位学生毕业论文(毕业设计或其他毕业实践环节)(统称为学位论文),出现本办法所列作假情形的,依照本办法的规定处理。

第三条 本办法所称学位论文作假行为包括下列情形:

- (一) 购买、出售学位论文或者组织学位论文买卖;
- (二) 由他人代写、为他人代写学位论文或者组织学位论文代写的;
- (三) 剽窃他人作品和学术成果的;
- (四) 伪造数据的;
- (五) 有其他严重学位论文作假行为的

第四条 学位申请人员应当恪守学术道德和学术规范,在指导教师指导下独立完成学位论文。

第五条 指导教师应当对学位申请人员进行学术道德、学术规范教育,对其学位论文研究和撰写过程予以指导,对学位论文是否由其独立完成进行审查。

第七条 学位申请人员的学位论文出现购买、由他人代写、剽窃或者伪造数据等作假情形的,学位授予单位可以取消其学位申请资格;已经获得学位的,学位授予单位可以依法撤销其学位,并注销学位证书。取消学位申请资格或者撤销学位的处理决定应当向社会公布。从做出处理决定之日起至少3年内,各学位授予单位不得再接受其学位申请。

前款规定的学位申请人员为在读学生的,其所在学校或者学位授予单位可以给予开除学籍处分;为在职人员的,学位授予单位除给予纪律处分外,还应当通报其所在单位。

第八条 为他人代写学位论文、出售学位论文或者组织学位论文买卖、代写的人员,属于在读学生的,其所在学校或者学位授予单位可以给予开除学籍处分;属于学校或者学位授予单位的教师和其他工作人员的,其所在学校或者学位授予单位可以给予开除处分或者解除聘任合同。

第九条 指导教师未履行学术道德和学术规范教育、论文指导和审查把关等职责,其指导的学位论文存在作假情形的,学位授予单位可以给予警告、记过处分;情节严重的,可以降低岗位等级直至给予开除处分或者解除聘任合同。

论文撰写人承诺:

本毕业论文是本人在导师指导下独立完成的,内容真实、可靠。本人在撰写毕业论文过程中不存在请人代写、抄袭或者剽窃他人作品、伪造或者篡改数据以及其他学位论文作假行为。

本人清楚知道学位论文作假行为将会导致行为人受到不授予/撤销学位、开除学籍等处理(处分)决定。本人如果被查证在撰写本毕业论文过程中存在学位论文作假行为,愿意接受学校依法作出的处理(处分)决定。

承诺人签名: 蒲元舒

日期: 2018年6月12日

指导教师对论文独立性的审查意见：

指导教师应依据《学位论文作假行为处理办法》第五条的规定对毕业论文撰写人进行学术道德与学术规范教育，并在此基础上对其撰写论文进行指导。

☒ 本人经过尽职审查，未发现毕业论文撰写人有学位论文作假行为。本人认为毕业论文撰写人独立完成了本毕业论文。

☐ 本人经过尽职审查，发现毕业论文撰写人有如下学位论文作假行为：

指导教师签名：

日期： 2018年6月12日

指导教师评语：

该论文全面分析了我国北方鲈亚科三个属鱼类物种的分类与系统发育关系，研究结果为研究北方鱼类多样性维持与起源奠定了很好的基础。

签名：

唐美良

2018年6月12日

答辩委员会（小组）评语：

本论文对鲈亚科三个属的鱼类的系统发育关系进行了较深入的研究，为了解三属鱼类的多样性及其进化提供了重要科学依据。论文达到本科毕业设计的要求，是一篇优秀的毕业论文。

签名：

马志军 郭瑞 耿明

2018年6月12日

学分

4

成绩

P

备注：



文本复制检测报告单(全文对照)

№:ADBD2018R_2018052811150920180531092524437464148475

检测时间:2018-05-31 09:25:24

检测文献: 14307110417-蒲元舒-鮡亚科刺鮡属、中鮡属及鮡属的系统发育关系研究

作者: 蒲元舒

检测范围: 中国学术期刊网络出版总库

中国博士学位论文全文数据库/中国优秀硕士学位论文全文数据库

中国重要会议论文全文数据库

中国重要报纸全文数据库

中国专利全文数据库

图书资源

优先出版文献库

大学生论文联合比对库

互联网资源(包含贴吧等论坛资源)

英文数据库(涵盖期刊、博硕、会议的英文数据以及德国Springer、英国Taylor&Francis 期刊数据库等)

港澳台学术文献库

互联网文档资源

CNKI大成编客-原创作品库

个人比对库

时间范围: 1900-01-01至2018-05-31

检测结果

总文字复制比: 0.5%

跨语言检测结果: 0%

去除引用文献复制比: 0.5%

去除本人已发表文献复制比: 0.5%

单篇最大文字复制比: 0.3% (花金龟科 (Cetoniidae) 部分种类基因序列及系统发育关系研究)

重复字数: [233]

总段落数: [4]

总字数: [49088]

疑似段落数: [1]

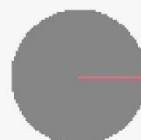
单篇最大重复字数: [142]

前部重合字数: [0]

疑似段落最大重合字数: [233]

后部重合字数: [233]

疑似段落最小重合字数: [233]



文字复制比部分 0.5%
引用部分 0%
无问题部分 99.5%

指标: ☐ 疑似剽窃观点 ☐ 疑似剽窃文字表述 ☐ 疑似自我剽窃 ☐ 疑似整体剽窃 ☐ 过度引用

表格: 0 公式: 0 疑似文字的图片: 0 脚注与尾注: 0

0% (0) 14307110417-蒲元舒-鮡亚科刺鮡属、中鮡属及鮡属的系统发育关系研究_第1部分 (总11700字)

1.9% (233) 14307110417-蒲元舒-鮡亚科刺鮡属、中鮡属及鮡属的系统发育关系研究_第2部分 (总12530字)

0% (0) 14307110417-蒲元舒-鮡亚科刺鮡属、中鮡属及鮡属的系统发育关系研究_第3部分 (总14208字)

0% (0) 14307110417-蒲元舒-鮡亚科刺鮡属、中鮡属及鮡属的系统发育关系研究_第4部分 (总10650字)

(注释: 无问题部分 文字复制比部分 引用部分)

1. 14307110417-蒲元舒-鮡亚科刺鮡属、中鮡属及鮡属的系统发育关系研究_第1部分 总字数: 11700

相似文献列表 文字复制比: 0%(0) 疑似剽窃观点: (0)

2. 14307110417-蒲元舒-鮡亚科刺鮡属、中鮡属及鮡属的系统发育关系研究_第2部分 总字数: 12530

相似文献列表 文字复制比: 1.9%(233) 疑似剽窃观点: (0)

1	花金龟科 (Cetoniidae) 部分种类基因序列及系统发育关系研究 方晨晨(导师: 郭晓华) - 《沈阳大学博士论文》 - 2012-02-26	1.1% (142) 是否引证: 否
2	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 许旺(导师: 傅萃长) - 《复旦大学博士论文》 - 2013-04-01	0.7% (86) 是否引证: 否

原文内容		相似内容来源
1	此处有 145 字相似 和图 2-1。 本研究选择使用了共 7 个分子标记，其中线粒体基因 3 个，来自不同染色体 的单拷贝核基因 4 个。 线粒体基因分别为细胞色素 b 基因 (cytochrome b gene , Cyt b)、细胞色素 c 氧化酶亚基 I (cytochrome c oxidase subunit I , COI) 及 NADH 脱氢酶亚基 5 (NADH dehydrogenase subunit 5 , ND5) 。 核基因分别为早期生长 反应蛋白 1 基因 (earlygrowthresponse1 , EGR1) 、 外胚层神经皮层 1 类	花金龟科 (Cetoniidae) 部分种类基因序列及系统发育关系研究 方晨晨 - 《沈阳大学硕士论文》 - 2012-02-26 (是否引证：否) 1.nL)、细胞色素氧化酶亚基I (cytochrome oxidase subunit I , CO I/cox1)、线粒体细胞色素 b (cytochrome b , Cyt b)、细胞色素氧化酶亚基 II (cytochrome oxidase subunit II , COII)、氧化还原酶 NADH1 (dehydrogenase subunit 1 , ND1)、ND2、ND5 等；核糖体基因有18S rRNA、28S rRNA、ITS 等 [38]。金龟总科分
2	此处有 40 字相似 000 万 代，每 1000 代抽样一次，确保分离频率平均标准偏差小于 0.01，运行完成后舍 弃前 25%的参数和 取样树，将剩余树集合并为 50%的多数一致树，并计算各节点 的贝叶斯后验概率； 每套数据独立重复运行两次以检查趋同。使用 Tracerv1.6.0 [37] 检查 ESS 值是否大于 200，同时	鲤科大吻鲷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 许旺 - 《复旦大学博士论文》 - 2013-04-01 (是否引证：否) 1.te Carlo , MCMC)进行2000万代运算，取样频率 1000。在舍弃前1/4的取样树后，根据剩余的3/4取样树构建50%的多数原则一致树 (consensus tree),合并计算每个节点的后验概率值 (Bayesian Posterior Probability, PP)?在Nework 4.6软件 (Band
3	此处有 48 字相似 使用 RAxMLv8.2.10 [39] 构建最大似然树：选用 GTRGAMMA 模型进行 100 次 最大似然树 搜索，得到分值最高的最大似然树，然后在 GTRGAMMA 模型下进 行 1000 次自展分析，	鲤科大吻鲷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 许旺 - 《复旦大学博士论文》 - 2013-04-01 (是否引证：否) 1.区化的最大似然法分析。对于各数据集，每个分区最先被赋予GTRGAMMA模型，在此模型下进行100次重复推算以搜索分值最高的最大似然树。然后，在 GTRGAMMA模型下进行1000次自展分析从而估计最大似然树上各节点的自展支持度。由于线粒体基因系统发育关系重建结果存在线粒体DNA袭夺现象，因此本研

得到基于最优树拓扑的各节点自展支持度；每套数据独立	
重复运行两次以检查趋同。	
19	
2.4 分化时间估算	
根据	

3. 14307110417-蒲元舒-鮟亚科刺鮟属、中鮟属及鮟属的系统发育关系研究_第3部分 总字数：14208

相似文献列表 文字复制比：0%(0) 疑似剽窃观点：(0)

4. 14307110417-蒲元舒-鮟亚科刺鮟属、中鮟属及鮟属的系统发育关系研究_第4部分 总字数：10650

相似文献列表 文字复制比：0%(0) 疑似剽窃观点：(0)

说明：1.总文字复制比：被检测论文总重合字数在总字数中所占的比例

2.去除引用文献复制比：去除系统识别为引用的文献后，计算出来的重合字数在总字数中所占的比例

3.去除本人已发表文献复制比：去除作者本人已发表文献后，计算出来的重合字数在总字数中所占的比例

4.单篇最大文字复制比：被检测文献与所有相似文献比对后，重合字数占总字数的比例最大的那一篇文献的文字复制比

5.指标是由系统根据《学术论文不端行为的界定标准》自动生成的

6.红色文字表示文字复制部分;绿色文字表示引用部分

7.本报告单仅对您所选择比对资源范围内检测结果负责



✉ amlc@cnki.net

🌐 <http://check.cnki.net/>

👤 <http://e.weibo.com/u/3194559873/>