

doi: 10.7541/2023.2023.0067

鲟形目鱼类重要形态与生态特征的演化格局与适应策略

姜 明^{1,2} 刘焕章²

(1. 大连海洋大学水产与生命学院, 大连 116023; 2. 中国科学院水生生物研究所水生生物多样性与保护重点实验室, 武汉 430072)

摘要: 文章从GenBank下载得到27种鲟形目鱼类线粒体全基因组序列, 以多鳍鱼为外类群, 构建鲟形目鱼类分子系统树。以此为基础, 采用系统发育比较方法(Phylogenetic comparative methods, PCMs)分析鲟形目鱼类的12个形态、生态特征的宏进化格局, 重建祖先特征状态, 分析特征的系统发育限制性, 以及特征之间的相关性。结果表明, 有8个特征(生活习性、身体大小、背鳍条数、臀鳍条数、背鳍后骨板数、臀鳍后骨板数、鳃耙数和卵径)的演化受到系统发育限制, 说明这些特征的演化与系统发育相关, 受到强烈的自然选择作用; 另外有4个特征(食性、雌性初次性成熟年龄、雄性初次性成熟年龄和产卵间隔时间)的演化不受系统发育的限制, 而表现为对环境的适应。祖先状态重建分析显示, 鲟形目鱼类许多特征的演化格局表现为: 祖先种呈现中间状态, 然后分别向变大或变小两个方向演化, 例如身体大小、背鳍条数、臀鳍条数和初次性成熟年龄等。在适应策略上表现为一些基础形态特征不容易发生变化, 如鳃耙数和卵径等; 但食性、性成熟年龄、卵径和产卵间隔时间这些生态习性特征容易发生变化, 从而适应不同的环境。文章的研究结果可为理解鲟形目鱼类宏进化机制和进行物种保护提供信息。

关键词: 鲟形目; 特征演化; 系统发育信号; 宏进化; 祖先状态重建; 适应策略

中图分类号: Q951⁺.3

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2023)12-1932-16



鲟形目是一群仅分布于北半球的大型鱼类, 拥有漫长的演化历史, 重要的经济和研究价值, 一直是系统学、生态学及保护生物学的热点对象^[1-7]。已有研究表明, 鲟形目鱼类有27种, 可分为匙吻鲟科和鲟科^[1]。匙吻鲟科仅有2种, 分别是中国的白鲟和北美的匙吻鲟。鲟科由3个类群组成, 分别是尖吻鲟类群(2种, 分布于大西洋两岸的北美和欧洲)、太平洋类群(7种, 分布于太平洋两岸的北美和亚洲)和大西洋类群(16种, 分布于大西洋两岸的北美和欧洲)^[6]。

鲟形目鱼类具有多样化的生活史类型^[8]。在生活习性方面, 匙吻鲟科生活在纯淡水环境; 尖吻鲟类群具有河海洄游习性; 大西洋类群定居于淡水或具有半咸水洄游习性; 太平洋类群定居于淡水或具

有河海洄游习性。在食性方面, 白鲟为鱼食性, 匙吻鲟为滤食性; 尖吻鲟类群以底栖动物和小鱼为食; 大西洋类群的半咸水洄游物种通常捕食鱼类, 淡水定居物种多以底栖无脊椎动物和小鱼为食; 太平洋类群中的河海洄游物种为鱼食性, 淡水定居物种通常摄食底栖动物和小鱼, 我国长江流域的长江鲟为杂食性。为适应这些不同的生活方式, 鲟形目鱼类不同物种在身体大小、鳍条数、骨板数和鳃耙数等形态特征方面存在着明显的差异; 在食性、初次性成熟年龄和产卵间隔时间等生态学特征上也具有差异。这些差异的演化规律和鲟形目鱼类的适应策略如何, 是鲟形目鱼类演化和保护研究中的一个重要议题。

著名进化生物学家Dobzhansky^[9]有一个影响广

收稿日期: 2023-02-28; **修订日期:** 2023-04-24

基金项目: 国家重点研发计划(2022YFC3202404); 中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDB31040000); 中国生物多样性监测与研究网络-内陆水体鱼类多样性监测网; 三峡工程运行安全综合监测系统, 库区维护和管理基金(2136703)资助 [Supported by the National Key Research and Development Program of China (2022YFC3202404); the Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDB31040000); the Sino BON-Inland Water Fish Diversity Observation Network; the Comprehensive Safety Monitoring System of Three Gorges Project, Reservoir Operation and Management Fund (2136703)]

作者简介: 姜明(1999—), 女, 硕士研究生; 主要从事鱼类进化生物学研究。E-mail: mjbanc6@gmail.com

通信作者: 刘焕章(1966—), 男, 博士, 研究员; 主要从事进化生物学和保护生物学研究。E-mail: hzliu@ihb.ac.cn

泛的论断,离开了演化的指导,生物学毫无意义可言。传统上,研究生物特征的差异,常常用普通的统计方法进行比较。现代系统发育比较方法(Phylogenetic comparative methods, PCMs)基于物种系统树,结合各种统计分析,在系统发育的框架下,重建生物类群祖先的特征状况;分析重要进化事件发生的时间;探讨生物进化过程的快慢节律,以及逐渐演变或快速演变的形式;分析特征的相关演变,等重要的科学问题^[10-18]。因此,系统发育比较方法成为了现代应用进化生物学研究的重要手段。例如,依据著名的Cope's rule,在生物的演化过程中,体型呈逐渐变大的趋势^[19]。Laurin^[20]对羊膜卵动物的分析发现,头盖骨和骶前区的长度具有强烈的系统发育信号;羊膜卵动物的祖先体型小,随着类群的演化而体型变大;但是检验发现Cope's rule仅存在于早期的爬行型类物种,而不存在于早期的坚头类物种,表明Cope's rule有一定的适用范围。因此,系统发育比较方法的使用,为我们研究特征的演化和适应,准确地检验各种演化假说提供了有效的途径。

本文通过收集鲟形目鱼类线粒体基因组数据,构建物种分子系统发育树。采用系统发育比较方法,分析鲟形目鱼类重要形态和生态特征的演化格局与过程,检验特征演化的系统发育保守性,以及特征之间的相关性。通过研究鲟形目鱼类特征的演化规律,从而理解鲟形目鱼类宏进化的格局与过程,及其对环境的适应策略,为鲟形目鱼类的保护提供参考信息。

1 材料与方法

1.1 数据来源

从GenBank共下载了27种鲟形目鱼类的线粒体全基因组序列,选用2种多鳍鱼类(*Polypterus ornatipinnis*、*Erpetoichthys calabaricus*)作为外类群,构建鲟形目鱼类系统发育树。

从正式发表的学术论文和专著中^[8,21-33],收集整理出12个鲟形目鱼类的重要形态、生态特征。这些特征可分为5个类别:(1)生活习性相关特征(生活环境及是否具备洄游习性);(2)体型相关特征(身体大小即雌性最大潜在体长);(3)运动相关特征(背鳍条数、臀鳍条数、背鳍后骨板数和臀鳍后骨板数);(4)营养相关特征(食性和鳃耙数);(5)繁殖相关特征(卵径、雌性初次性成熟年龄、雄性初次性成熟年龄和产卵间隔时间)。

1.2 数据处理

系统发育分析及分化时间估算 收集鲟形

目鱼类及外类群线粒体基因全序列数据,剔除容易发生变异的控制区序列(Control region)^[34],在软件CLUSTAL X^[35]进行序列的多重比对,使用软件GBLOCKS排除模糊位点^[36],最终得到总长度为16026 bp的数据,包括37个基因,即13个PCGs、22个tRNAs和2个rRNAs。在Phylosuite^[37]中,使用ModleFinder^[38]计算数据的最佳碱基替代模型,分别采用最大似然法(Maximum likelihood, ML)^[39]和贝叶斯法(Bayesian inference, BI)^[40]构建系统发育树。其中ML树使用IQ-TREE软件^[41],选择超快自展法(Ultrafast bootstrapping)^[42],节点可靠性采用1000次的bootstrap进行评估。BI树使用MrBayes软件^[43],设置起始树为随机树,再运行4条独立的马尔可夫链(Markov chain),3条热链(Hot chain)和1条冷链(Cold chain),运行 6.6×10^6 代,每运行100代抽样1次,得到66001棵树,舍去25%的老化样本,根据剩余样本构建最终的一致树,并计算贝叶斯后验概率,保证分列频率平均标准差(Average standard deviation of split frequencies)小于0.01。在Iqtree web server中对系统发育树进行拓扑结构检验,分别采用SH(Shimodaira-Hasegawa test)^[44]、WSH(Weighted Shimodaira-Hasegawa test)^[44]、WKH(Weighted Kishino-Hasegawa test)^[45]、KH(Kishino-Hasegawa test)^[45]和AU(Approximately-Unbiased test)^[46]共5种方法进行分析,并设置1000次重复。

选择支持率最高的系统发育树,用于系统发育比较分析。根据鲟形目化石记录和已发表的文献确定了4个时间校准点:(1)鲟形目、多鳍鱼目共同祖先的分化时间(351.5—409.1 Ma)^[47];(2)化石*Chondrosteus acipenseroides*(190.8—199.3 Ma)约束鲟形目祖先的分化时间^[48];(3)化石*Paleopsephurus wilsoni*(70.6—83.5 Ma)约束匙吻鲟科分化时间^[49];(4)化石*Peipiaosteus pani*(122.5—130.0 Ma)约束鲟科分化时间^[50]。采用BEAST v1.10^[51]中的贝叶斯马尔科夫链蒙特卡洛方法(Markov chain Monte Carlo, MCMC)估计各分支间的分化时间,分化时间计算基于正态松弛模型(Lognormal relaxed),根据ModleFinder计算的最佳碱基替代模型,在Yule模型设置树先验,总共运算 8.53×10^8 代,每 5.6×10^4 代进行一次抽样。在Tracer v1.7.1^[51]中检验收敛性,保证各项参数的ESS值(Effective sample size)大于200。最终结果舍弃10%的老化样本,使用TreeAnnotator生成最大可信树,在FigTree v1.4.4^[52]中显示带有分化时间的分支图。

特征数据的处理 在12个特征中,有10个属于连续特征。不同物种的连续特征使用平均值代

表,包括雌性最大潜在体长、背鳍条数、臀鳍条数、背鳍后骨板数、臀鳍后骨板数、鳃耙数、卵径、雌性初次性成熟年龄、雄性初次性成熟年龄和产卵间隔时间。其余2个为离散特征,将不同物种分为不同类型。生活习性方面,根据生存环境和洄游情况划分为淡水定居型、半咸水洄游型和河海洄游型;食性方面,根据食物类型划分为杂食性、鱼食性、底栖动物和小鱼食性、昆虫幼体食性和滤食性。对于个别缺失的数据,在计算中采用近缘物种的数据填补。

祖征状态重建 基于BEAST软件构建的鲟形目鱼类系统发育树,进行12个特征的祖征状态重建。对于食性和生活习性2个离散特征,在Mesquite v3.7软件^[53],采用最大似然法(ML)计算,将所有特征状态视为可逆(Reversible)无序(Unordered)的特征。对于最大体长、鳃耙数等10个连续特征,在R 4.0.3软件^[54]使用“ape”包^[55]中最大似然法(ML)估计连续特征的祖先节点状态,并使用“phytools”包^[56]在系统发育树上进行特征的标注。

系统发育信号检测 对于连续特征,系统发育信号Blomberg's K ^[57]和Pagel's λ ^[58]为目前使用最广泛的特征系统发育保守性度量指标。比较特征观察值与布朗运动模型预测值的差异,以判断特征系统发育保守性的程度,再通过零模型进行 K 值和 λ 值的显著性检验。 K 值和 λ 值数值越大,特征系统发育保守性越强^[59]。上述计算通过R包“phytools”^[56]实现。

对于离散性状,使用二元性状系统发育信号 D (Phylogenetic signal of binary traits, D)^[60]分别度量离散性状不同类型的系统发育保守性。 D 值法通过比较系统发育树所有姐妹分支差异之和的大小来反映是否存在谱系信号及其强度,性状聚集的姐妹分支差异之和较小;性状随机的姐妹分支的差异之和较大。再使用随机模型和布朗运动模型进行 D 值的显著性检验。 D 值越小,特征系统发育保守性越强。上述计算通过R包“caper”^[61]实现。

特征相关性分析 对鳍条数、骨板数、鳃耙数和卵径等10个连续特征,运用系统发育独立性比较法(Phylogenetic independent contrasts, PIC)^[16]去除特征分析中系统发育关系的影响,所得的数据使用皮尔逊积矩相关系数(Pearson product-moment correlation coefficient, r)进行相关性分析。 r 介于-1与1之间, $|r|$ 越大,特征间相关程度越高, $r>0$ 表示特征趋同进化, $r<0$ 代表特征趋异进化。上述PIC值的计算通过R包“ape”的pic函数实现^[61]。

采用单因素马尔可夫链蒙特卡洛广义线性混

合模型(Markov chain monte carlo for generalized linear mixed models, MCMCglmm),在考虑种间系统发育关系的基础上,研究鲟形目鱼类的2个离散特征的相关性及离散特征与连续特征之间的相关性。MCMCglmm模型基于贝叶斯蒙特卡洛抽样估计参数,得到参数的后验概率分布。特征的相关性使用后验均值(Posterior means, post.mean)评估, post.mean值越高相关表示性越强,并根据 P_{mcmc} 值判断显著性。此分析在R包“MCMCglmm”完成^[62],每个模型采样(Nitt)1000000次,预热(Burnin)100000次,采样间隔(Thin)50次。使用鲟形目鱼类系统发育关系作为随机变量,并分别将生活习性和食性2个离散特征作为独立自变量,将鳃耙数、背鳍条数、臀鳍条数、背鳍后骨板数、臀鳍后骨板数、雌性最大潜在体长、产卵间隔时间、雌性初次性成熟年龄、雄性初次性成熟年龄和卵径、产卵间隔时间10个连续特征作为独立因变量,构建20个MCMCglmm模型分析其相关性。此外,还构建1个MCMCglmm模型研究2个离散特征即生活习性和食性之间的相关性。

2 结果

2.1 分子系统发育关系及分化时间

基于线粒体基因组数据进行分子系统发育重建,贝叶斯推理(BI)和最大似然法(ML)中多数节点获得了较高的支持率,其拓扑结构大体一致(图1和图2),所有数据均支持鲟科与匙吻鲟科分别为单系类群。对ML树和BI树拓扑结构检验,结果支持ML树为最优拓扑结构。

根据系统发育分析的结果,选择线粒体基因组联合序列的ML树作为最优拓扑结构。BEAST软件计算的分化时间结果显示(图3),鲟形目鱼类最早起源于379.7百万年前,并于约194.8百万年前分化为匙吻鲟科和鲟科;匙吻鲟科最早在76.9百万年前分化为白鲟和匙吻鲟;尖吻鲟类群最早在40.8百万年前分化为大西洋鲟与欧洲大西洋鲟;大西洋类群的内部分化最早发生在81.2百万年前;太平洋类群的内部分化最早发生于61.4百万年前,长江流域的中华鲟与长江鲟大约于37.5百万年前与黑龙江流域鲟类发生分化,中华鲟与长江鲟的共同祖先在6.9百万年前发生分化。

2.2 关键特征的演化

生活习性的演化 鲟形目鱼类的生活习性包含了3种类型:淡水定居型:如长江鲟、白鲟、匙吻鲟、拟铲鲟属和铲鲟属等;半咸水洄游型如俄罗斯鲟、波斯鲟和纳氏鲟等;河海洄游型如中华鲟、

库页岛鲟和欧洲大西洋鲟等。祖先状态重建表明 (图 4), 鲟形目鱼类的祖征为淡水定居型, 生活习性

由淡水定居型分别向河海洄游型和半咸水洄游型两个方向演化。河海洄游型出现在尖吻鲟类群和

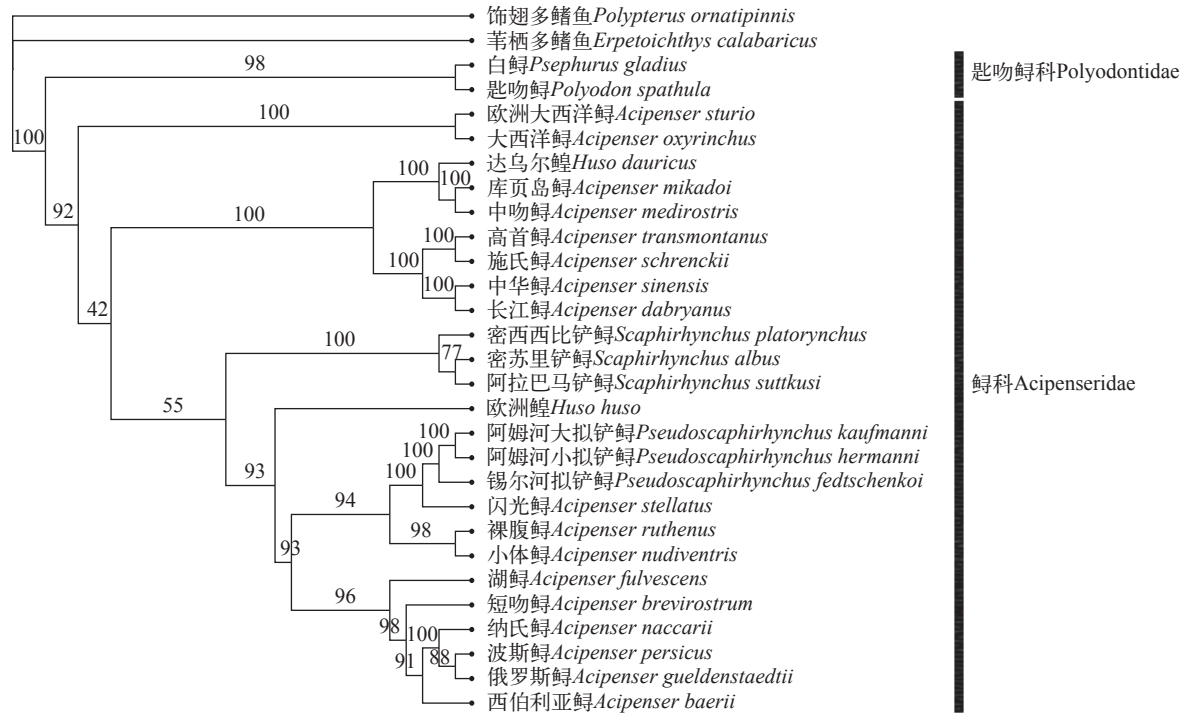


图 1 基于最大似然法构建系统发育树

Fig. 1 Constructed phylogenetic tree based on Maximum likelihood method

节点前数值表示ML分析的UFB值

The value in front of the node represents the UFB value of ML analysis

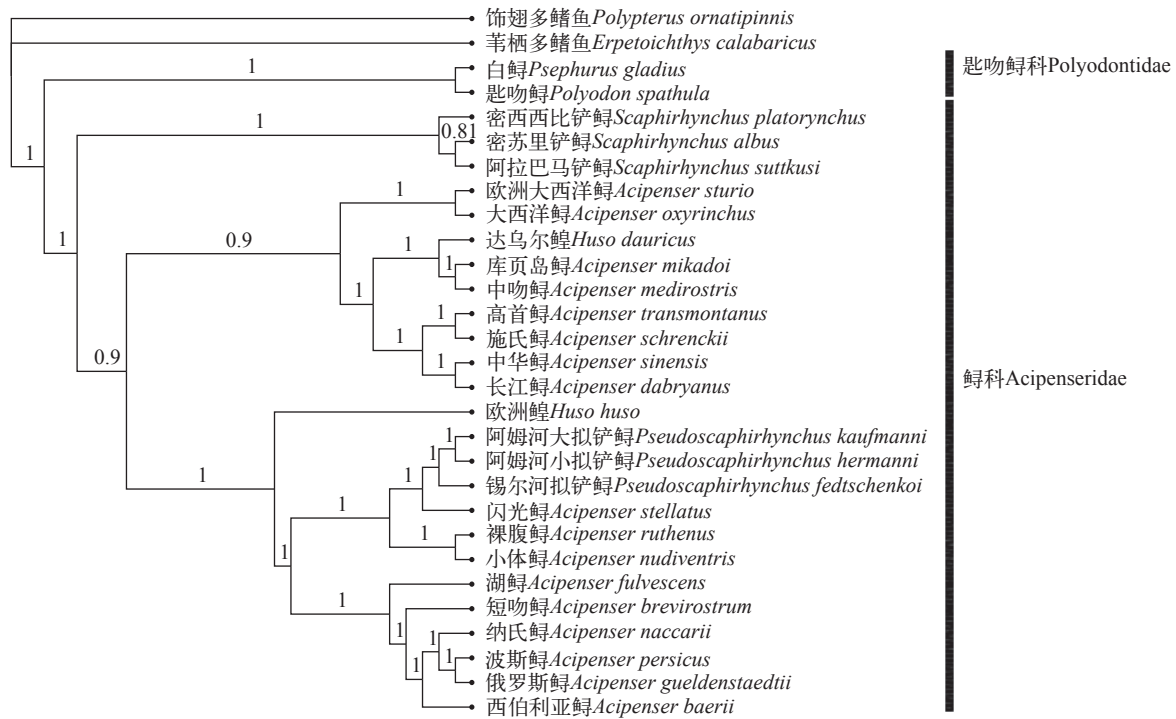


图 2 基于贝叶斯法构建系统发育树

Fig. 2 Constructed phylogenetic tree based on Bayesian method

节点前数值表示BI分析的后验概率

The value in front of the node represents the posterior probability of BI analysis

太平洋类群, 半咸水洄游型仅出现在大西洋类群。在演化过程中发生多次独立演化事件, 如太平洋类群中高首鲟、中华鲟、库页岛鲟与中吻鲟的河海洄游性, 发生3次由淡水定居型向河海洄游型的演变。

身体大小的演化 根据鲟形目鱼类的雌性最大潜在体长, 将鲟形目鱼类身体大小分为3个类型: 大体型的最大潜在体长430—850 cm, 包括尖吻鲟类群、达乌尔鲟、欧洲鲟和高首鲟; 中间型的最大潜在体长250—400 cm, 包括匙吻鲟科、中华鲟和施氏鲟; 小体型的最大潜在体长30—240 cm, 如长江鲟、大西洋类群的多数物种。祖先特征状态重建结果表明(图5), 祖先最大潜在体长为330 cm, 属于中间体型。在整体演化过程中, 尖吻鲟类群和太平洋类群由祖先的中间体型向大体型转

变。除了欧洲鲟特化为大体型, 大西洋类群其他物种全部由祖先的中间体型转变为小体型。在此期间, 太平洋类群的部分物种发生了趋同演化, 表现为向小体型的转变。

运动相关特征的演化 背鳍的演化: 鲟形目背鳍位于身体背面, 起维持身体垂直方向平衡作用。鱼鳍由鳍条以及鳍膜组成, 对于相对近缘的物种, 鳍条数目的多寡, 可以表示鳍的长短特征。根据背鳍条数将鲟形目鱼类的背鳍划分为3种类型: 延长型有53—65枚背鳍条, 包括白鲟、匙吻鲟、欧洲鲟和中华鲟; 中间型有45—50枚背鳍条, 如长江鲟、施氏鲟、裸腹鲟和高首鲟等; 缩短型仅30—43枚背鳍条, 如尖吻鲟类群、铲鲟属和拟铲鲟属等。祖先状态重建表明(图6), 鲟形目鱼类祖先的背鳍条有47枚, 属于中间类型, 然后向匙吻鲟科的延长型和鲟科的缩短型两个方向演化。同时, 中华鲟和欧洲鲟中发生了2次由中间型向延长型转变的独立演化, 在裸腹鲟和闪光鲟中发生了2次由缩短型向中间型转变的独立演化。

臀鳍的演化: 鲟形目臀鳍位于身体后半部分的腹面, 与背鳍上下对应, 形态与功能大体上同背鳍相似。但相比背鳍, 鲟形目鱼类的臀鳍更小。根据臀鳍条数将臀鳍划分为2种类型, 延长型: 有53—58枚臀鳍条, 匙吻鲟科鱼类属于此类型; 缩短型: 仅有19—34枚臀鳍条, 鲟科鱼类属于此类型。祖先状态重建表明(图7), 鲟形目鱼类祖先的臀鳍条数为38, 介于延长型与缩短型之间的中间类型, 臀鳍的演化呈现由祖先的中间型向匙吻鲟科延长型和鲟科缩短型两个方向演化。

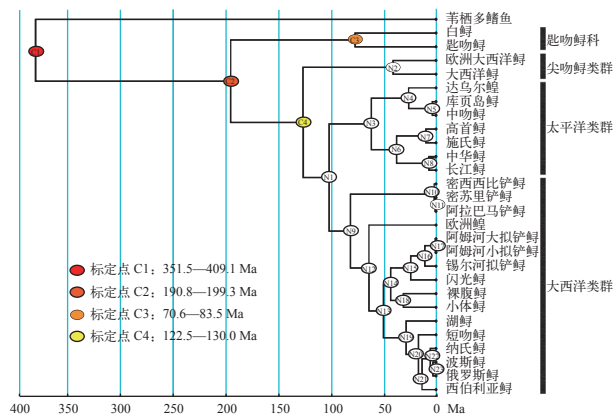


图3 根据线粒体基因组采用BEAST计算的鲟形目鱼类的分化时间

Fig. 3 Divergence times of the Acipenseriformes estimated based on mitochondrial genome data using BEAST

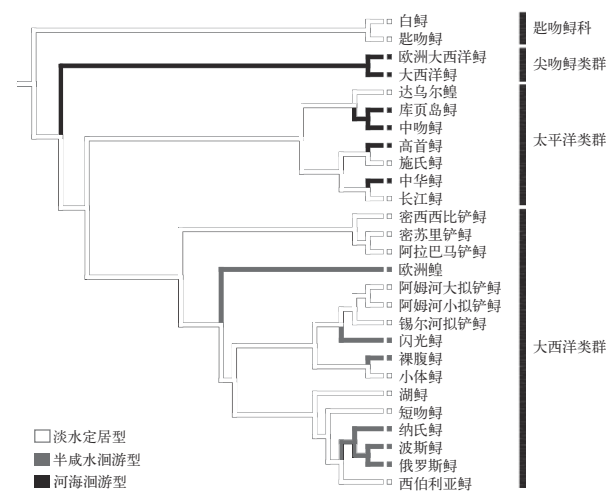


图4 鲟形目鱼类生活习性的祖先状态重建与演化格局

Fig. 4 Reconstructed ancestral character states and evolutionary pattern of types of habits of the Acipenseriformes

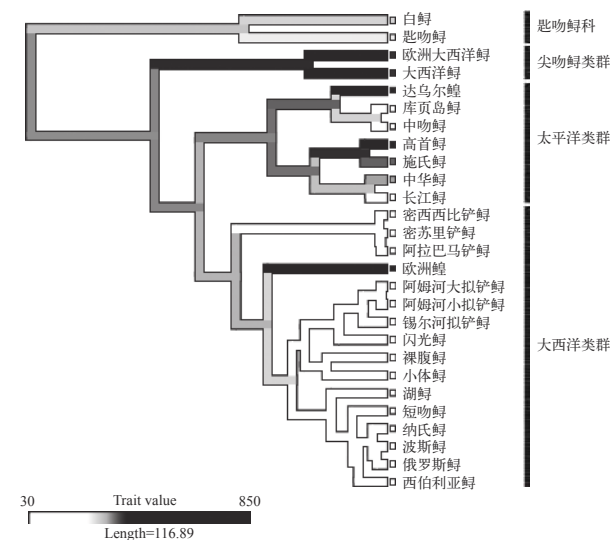


图5 鲟形目鱼类雌性最大潜在体长的祖先状态重建与演化格局

Fig. 5 Reconstructed ancestral character states and evolutionary pattern of the maximum female body size of the Acipenseriformes

背鳍后骨板的演化: 骨板对鱼体起保护支撑的作用, 但会在游泳时产生阻力^[8]。大多数河海洄游型鲟类的骨板随躯体的加长而变多, 但有些淡水鲟类骨板会发生退化。根据背鳍后骨板数可以将背鳍后骨板划分为3种类型: 发达型5—9枚背鳍后骨板, 包括尖吻鲟类群、铲鲟属、拟铲鲟属、施氏鲟和纳氏鲟; 中间型1—2枚背鳍后骨板, 如中华鲟、长江鲟、达乌尔鲟、俄罗斯鲟等; 完全退化型背鳍后骨板消失, 如匙吻鲟科、小体鲟、闪光鲟、裸腹鲟、欧洲鲟等。祖先状态重建表明(图 8), 鲟形目鱼类祖先的背鳍后骨板数为2枚, 属于中间型。演化历史中背鳍后骨板的演化总体呈现朝发达型和

完全退化型两个方向演化。

臀鳍后骨板的演化: 根据臀鳍后骨板数可以划分为3种类型: 发达型4—9枚臀鳍后骨板, 包括尖吻鲟类群、铲鲟属和纳氏鲟; 中间型2—3枚臀鳍后骨板, 如中华鲟、长江鲟、达乌尔鲟、俄罗斯鲟和铲鲟属; 完全退化型臀鳍后部皮肤裸露, 臀鳍后骨板消失, 如匙吻鲟科、小体鲟、闪光鲟、裸腹鲟和欧洲鲟。祖先特征状态重建结果表明(图 9), 鲟形目鱼类祖先的臀后骨板数为2枚, 属于中间类型。臀鳍后骨板的演化也分别朝发达型和完全退化型臀鳍后骨板两个方向演化, 演化过程中共发生了4次由中间型向臀鳍后骨板发达型的转变, 和5次向背

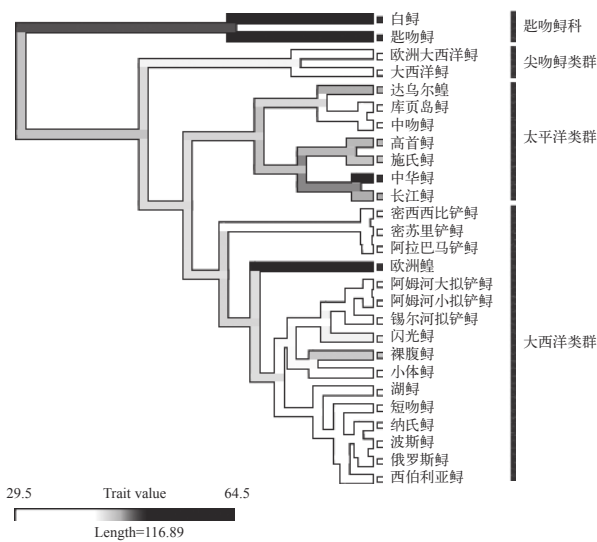


图 6 鲟形目鱼类背鳍条数的祖先状态重建与演化格局

Fig. 6 Reconstructed ancestral character states and evolutionary pattern of dorsal fin rays of the Acipenseriformes

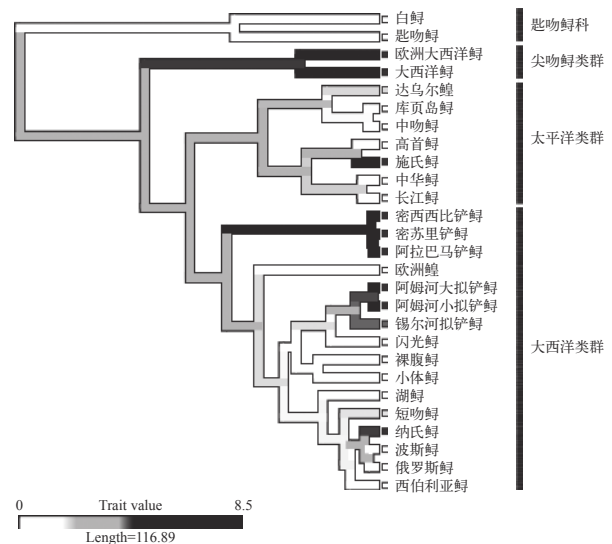


图 8 鲟形目鱼类背鳍后骨板数的祖先状态重建与演化格局

Fig. 8 Reconstructed ancestral character states and evolutionary pattern of posterior dorsal fin scutes of the Acipenseriformes

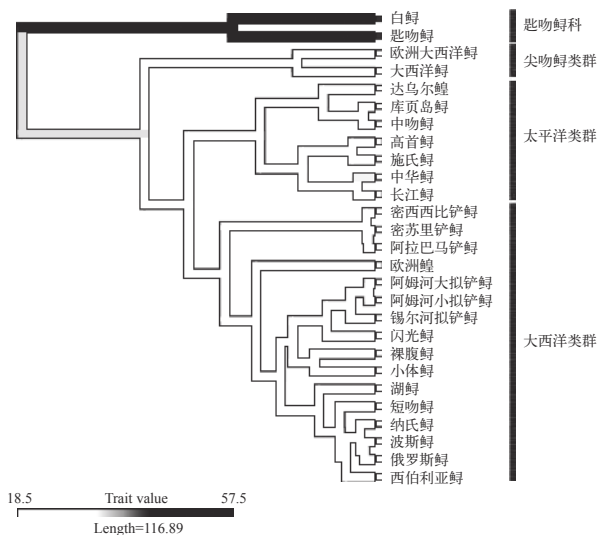


图 7 鲟形目鱼类臀鳍条数的祖先状态重建与演化格局

Fig. 7 Reconstructed ancestral character states and evolutionary pattern of anal fin rays of the Acipenseriformes

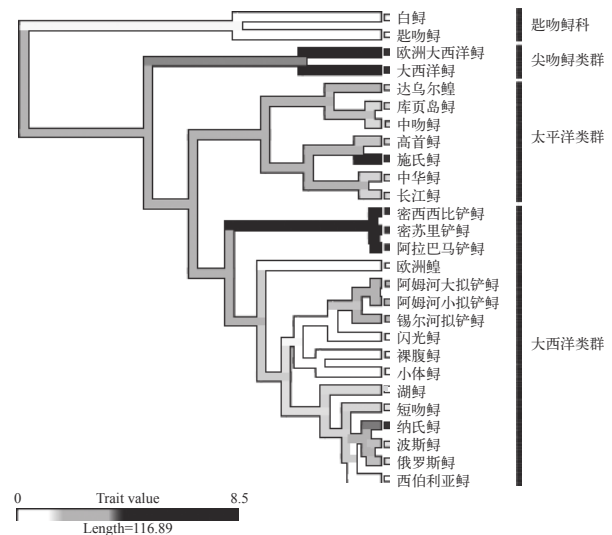


图 9 鲟形目鱼类臀鳍后骨板数的祖先状态重建与演化格局

Fig. 9 Reconstructed ancestral character states and evolutionary pattern of posterior anal fin scutes of the Acipenseriformes

鳍后骨板完全退化型的转变。

营养相关特征的演化 食性的演化: 鲟形目鱼类的食性包含了5种类型: 鱼食性如白鲟、中华鲟、达乌尔鲟和闪光鲟等; 底栖动物和小鱼食性如尖吻鲟类群、湖鲟、纳氏鲟和短吻鲟等; 昆虫幼体食性: 包括小体鲟、阿拉巴马铲鲟和密西西比铲鲟3个物种; 滤食性仅匙吻鲟1个物种; 杂食性仅长江鲟1个物种。祖先状态重建表明(图 10), 鲟形目鱼类祖征状态为鱼食性。演化过程中鲟形目鱼类食性演化频繁, 一共发生了5次明显的食性改变, 总体表现为由鱼食性向底栖动物和小鱼食性, 昆虫幼体食性、滤食性和杂食性的演化, 在此期间还发生了多次零星的独立演化事件。

鳃耙的演化: 鳃耙是与摄食相关的主要器官。匙吻鲟科鳃耙较密集: 其中匙吻鲟鳃耙数为400, 白鲟鳃耙数为53; 鲟科的鳃耙较稀疏: 长江鲟鳃耙数最多, 其鳃耙数为45; 锡尔河拟铲鲟鳃耙数最少, 其鳃耙数仅为9。祖先状态重建表明(图 11), 鲟形目鱼类的祖先鳃耙数为104。鳃耙总体的演化呈现为中间类型向匙吻鲟科鳃耙数的增多, 和鲟科鳃耙数的减少两个方向演变。

繁殖相关特征的演化 卵径的演化: 鲟形目鱼类可以划分为2种类型: 大型卵卵径3.15—4.55 mm, 如太平洋类群、欧洲鲟、西伯利亚鲟和湖鲟等; 小型卵卵径1.55—3 mm, 如匙吻鲟科、大西洋类群中的拟铲鲟属、纳氏鲟、裸腹鲟和小体鲟等。祖先状态重建表明(图 12), 鲟形目鱼类的祖先卵径为2.85 mm, 属于小型卵。在卵径的演化过程中, 总体上鲟科表现为向大型卵的演变, 但大西洋类群部分物种也出现由大型卵向小型卵的演化。

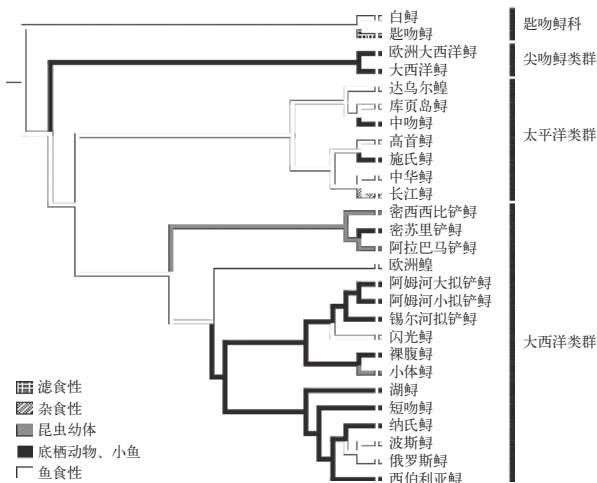


图 10 鲟形目鱼类食性的祖先状态重建与演化格局

Fig. 10 Reconstructed ancestral character states and evolutionary pattern of types of diets of the Acipenseriformes

雌性初次性成熟年龄的演化: 鲟形目鱼类雌性初次性成熟年龄大致划分为3种类型: 晚熟型20—24.5年, 如中华鲟、达乌尔鲟和西伯利亚鲟等; 中间型13—18年, 如施氏鲟科、裸腹鲟和俄罗斯鲟等; 早熟型雌性初次性成熟年龄为6.5—12年, 如匙吻鲟、铲鲟属、长江鲟、小体鲟和纳氏鲟等。祖先状态重建表明(图 13), 鲟形目鱼类祖先的雌性初次性成熟年龄为13.8年, 属于中间型。在演化过程中, 共出现2次明显的特征转变, 首先是匙吻鲟科由中间型向早熟型特化, 其次是尖吻鲟类群由中间型向晚熟型的特化。在大西洋类群与太平洋类群中发生了多次的独立演化事件, 如中华鲟、高首鲟和

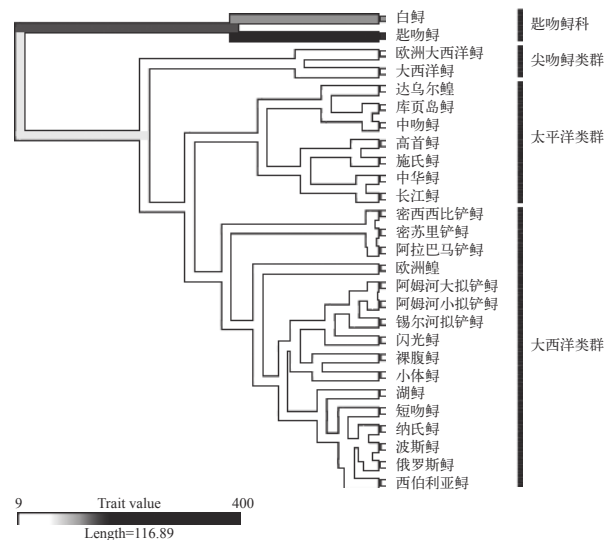


图 11 鲟形目鱼类鳃耙数的祖先状态重建与演化格局

Fig. 11 Reconstructed ancestral character states and evolutionary pattern of gill rakers of the Acipenseriformes

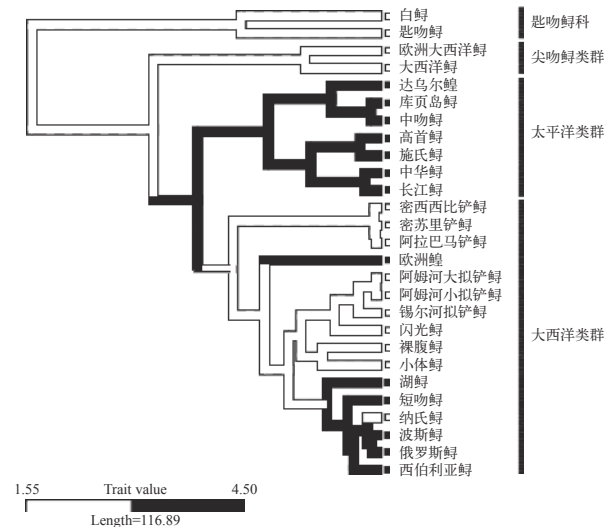


图 12 鲟形目鱼类卵径的祖先状态重建与演化格局

Fig. 12 Reconstructed ancestral character states and evolutionary pattern of egg size of the Acipenseriformes

西伯利亚鲟由中间型向晚熟型的转变。

雄性初次性成熟年龄的演化, 鲟形目鱼类雄性初次性成熟年龄也可划分为3种类型: 晚熟型15—22年, 如达乌尔鲟、西伯利亚鲟和大西洋鲟等; 中间型10—13年, 如俄罗斯鲟、波斯鲟和欧洲鲟等; 早熟型4—9年, 如匙吻鲟科和闪光鲟等。祖先状态重建表明(图 14), 鲟形目鱼类祖先的雌性初次性成熟年龄为10.4年, 表现为中间型。与雌性初次性成熟年龄的演化过程一致, 同样发生了匙吻鲟科与尖吻鲟类群的2次雄性初次性成熟年龄的明显特化,

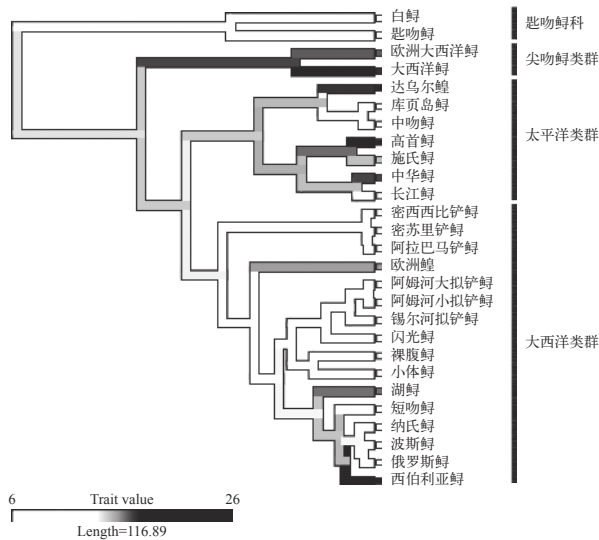


图 13 鲟形目鱼类雌性初次性成熟年龄的祖先状态重建与演化格局

Fig. 13 Reconstructed ancestral character states and evolutionary pattern of female first maturity age of the Acipenseriformes

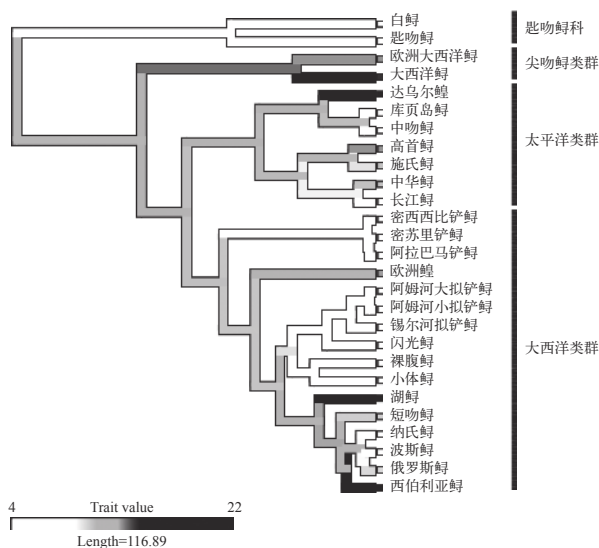


图 14 鲟形目鱼类雄性初次性成熟年龄的祖先状态重建与演化格局

Fig. 14 Reconstructed ancestral character states and evolutionary pattern of male first maturity age of the Acipenseriformes

以及大西洋类群与太平洋类群的多次的独立演化。

产卵间隔时间的演化: 鲟形目鱼类产卵间隔时间可以划分为3种类型: 长间隔型4.5—6年, 如中华鲟、欧洲鲟、短吻鲟和拟铲鲟属鱼类; 中间型3—4年, 如匙吻鲟科、尖吻鲟科、闪光鲟和波斯鲟等; 短间隔型1.5—2.5年, 包括长江鲟、小体鲟、阿拉巴马铲鲟、裸腹鲟、库页岛鲟和欧洲大西洋鲟。祖先状态重建表明(图 15), 鲟形目鱼类的产卵间隔时间约3.3年, 属于中间型。在演化过程中, 鲟形目鱼类产卵间隔时间变化较频繁, 发生了多次的独立演化事件, 如中华鲟、欧洲鲟和短吻鲟由中间型向长间隔型的改变; 匙吻鲟科、欧洲大西洋鲟、库页岛鲟和长江鲟由中间型转化为短间隔型。整体表现为由祖先的中间型分别向短间隔型和长间隔型两个方向的演变。

2.3 关键特征演化的系统发育限制

使用Blomber's K 法、Pagel's λ 法和D-test法对鲟形目12个特征进行系统发育信号及显著性检验。结果表明(表 1), 生活习性、鳍条数、骨板数、最大潜在体长、鳃耙数和卵径等特征有显著的系统发育信号($P < 0.05$), 显示出这些特征受到强烈的自然选择作用和遗传因素的影响, 呈现出保守性的表现。食性、初次性成熟年龄和产卵间隔时间的系统发育信号弱($K < 0.2$, 且 $\lambda < 0.01$), 且使用Pagel's λ 法未检测到显著的系统发育信号($P = 1$)。这与Pagel's λ 对于谱系信号的检测比Blomber's K 法更加敏感的结论基本一致^[63]。由此说明鲟形目鱼类食性、初次性成熟年龄和产卵间隔时间这些特征容易变化, 可以通过频繁地改变这些特征以适应

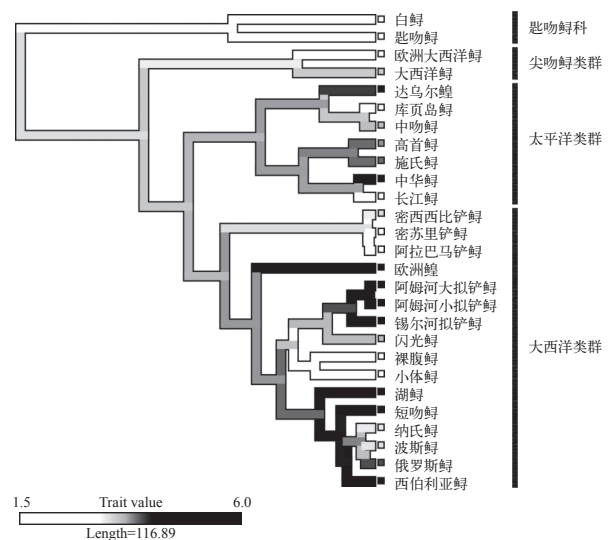


图 15 鲟形目鱼类产卵间隔时间的祖先状态重建与演化格局

Fig. 15 Reconstructed ancestral character states and evolutionary pattern of spawning interval of the Acipenseriformes

不同的环境变化来维系生存。

2.4 关键特征的相关性

本研究发现, 鲟形目鱼类特征之间具有相关性(表 2)。对于10个连续特征, 在控制系统发育关系影响下的Pearson相关性分析表明, 运动特征方面: 背鳍条数与臀鳍条数之间高度正相关($r=0.87$, $P<0.001^{***}$), 背鳍后骨板数与臀鳍后骨板数之间高度正相关($r=0.92$, $P<0.001^{***}$); 在繁殖习性方面: 除卵径与产卵间隔时间无显著关联, 繁殖相关的特征间均显著正相关; 此外, 雌性最大潜在体长与运动、繁殖相关的特征都存在显著相关性, 其中与背鳍条数、臀鳍条数、初次性成熟年龄, 产卵间隔和卵径显著正相关, 与背鳍后骨板数和臀后骨板数显著负相关。

离散特征与连续特征以及离散特征之间的相关性分析采用马尔可夫链蒙特卡洛广义线性混合模型法进行。结果显示, 鲟形目鱼类生活习性与体型、鳍条数等形态特征存在关联。河海洄游型物种的雌性体型更大(Post.mean=198.11, CI=42.91—350.11, $P_{\text{mcmc}}=0.015^*$); 相比河海洄游型, 半咸水洄游型物种背鳍条数更多(Post.mean=9.35, CI=1.63—17.19, $P_{\text{mcmc}}=0.019^*$)。

食性与形态特征也表现出显著的相关性。总

体上讲, 鲟形目的食性可以分为滤食性、杂食性、昆虫幼体食性、底栖动物、小鱼食性和鱼食性。将鳃耙数按照食性排序, 滤食性鱼类拥有的鳃耙数最多(Post.mean=354.91, CI=323.66—385.64, $P_{\text{mcmc}}<0.001^{***}$), 其次是杂食性鱼类(Post.mean=18.15, CI=3.0—31.83, $P_{\text{mcmc}}=0.017^*$), 鱼食性鱼类鳃耙数最少(Post.mean=-1.82, CI=-8.32—4.51, $P_{\text{mcmc}}=0.532$)。由此可见获取的食物越小, 其鳃耙越密集。

雌性潜在体长与食性也有显著关联: 鱼食性鲟类体型最大(Post.mean=92.64, CI=8.13—174.87, $P_{\text{mcmc}}=0.026^*$), 其次是昆虫幼体食性的鲟类(Post.mean=-98.47, CI=-164.14—30.54, $P_{\text{mcmc}}=0.011^*$), 杂食性的鲟类体型最小(Post.mean=-198.18, CI=-386.27—3.68, $P_{\text{mcmc}}=0.044^*$)。在运动特征方面, 昆虫幼体和杂食性的鲟类背鳍和臀鳍条数少, 鱼食性与滤食性鲟类背鳍和臀鳍条数多; 而鲟形目鱼类背鳍后骨板数和臀鳍后骨板数总体上与食性呈负相关性。

鲟形目鱼类的繁殖习性与生活习性和食性显著相关。生活习性方面, 初次性成熟年龄和卵径受到生活习性的影响, 河海洄游型鲟类的雌、雄初次性成熟年龄更长(雌: Post.mean=6.70, CI=1.47—11.93, $P_{\text{mcmc}}=0.017^*$; 雄: Post.mean=4.64, CI=-0.44—9.89, $P_{\text{mcmc}}=0.080^*$); 河海洄游型鲟类卵径也更大

表 1 鲟形目鱼类10个连续特征和2个离散特征的系统发育信号

Tab. 1 Phylogenetic signals of 10 continuous and 2 discrete characters of the Acipenseriformes

连续特征 Continuous character		系统发育信号 K Phylogenetic signal K		系统发育信号 λ Phylogenetic signal lambda	
			P		P
背鳍条数Dorsal fin rays		0.252	0.003	0.951	0.009
臀鳍条数Anal fin rays		1.074	0.001	0.960	<0.001
鳃耙数Gill rakers		1.754	0.001	1.002	<0.001
背鳍后骨板数Posterior dorsal fin scutes		0.239	0.006	0.772	0.024
臀鳍后骨板数Posterior anal fin scutes		0.250	0.007	0.786	0.009
雌性最大潜在体长Maximum female body size		0.290	0.005	0.976	0.037
卵径Egg size		0.166	0.013	0.759	0.003
雌性初次性成熟年龄Female first maturity age		0.168	0.024	<0.001	1.000
雄初次性成熟年龄Male first maturity age		0.164	0.039	<0.001	1.000
产卵间隔时间Spawning interval		0.095	0.114	<0.001	1.000
离散特征 Discrete character		系统发育信号 D Phylogenetic signal D		P ($D=0$)	物种数 Number
			P ($D=1$)		
生活方式Habitat	淡水定居型Potamodromous	0.302	0.016	0.256	13
	河海洄游型Anadromous	-0.281	0.001	0.686	6
	半咸水洄游型Brackish	-0.320	0.001	0.767	8
食性Diet	鱼食性Fish diet	0.997	0.485	0.009	9
	底栖动物、小鱼食性Benthic and small fish diet	0.877	0.325	0.007	13
	昆虫幼体食性Insect larva diet	0.666	0.152	0.267	3
	杂食性Omnivorous	1.320	0.469	0.294	1
滤食性Filtering diet		-2.318	0.000	0.739	1

(Post.mean=0.66, CI=0.02—1.30, $P_{\text{mcmc}}=0.044^*$)。其次在食性方面, 鱼食性鲟类卵径比其他物种更大 (Post.mean=0.60, CI=0.16—1.03, $P_{\text{mcmc}}=0.008^{**}$); 产卵时间间隔与食性存在负相关性, 杂食性鱼类产卵时间间隔时间更短 (Post.mean=-2.60, CI=-5.05—-0.25, $P_{\text{mcmc}}=0.034^*$)。

3 讨论

3.1 鲟形目系统发育关系及分化时间

鲟形目鱼类系统发育关系已经得到广泛的研究, 由于鲟形目鱼类分布范围广, 采样难度大, 随着近年来对于鲟形目鱼类线粒体全基因组的研究, 本文系统地收集了鲟形目27种鱼类完整的线粒体全基因组序列, 相较程佩琳等^[6]的研究, 增加了拟铲鲟属与波斯鲟共4个物种。分子系统发育重建结果与程佩琳等^[6]系统发育分析结果一致, 支持鲟形目分为四个类群(匙吻鲟科、尖吻鲟类群、太平洋类群和大西洋类群), 支持铲鲟属在大西洋类群的基部位置, 也证实了拟铲鲟属与闪光鲟位于大西洋类群内部, 并构成姐妹群。鲟形目的系统发育关系为

(匙吻鲟科(尖吻鲟类群(太平洋类群(铲鲟属(欧洲鲟(拟铲鲟属, 波斯鲟, 闪光鲟, 小体鲟(其他鲟类)))))))))。

分析结果显示, 鲟形目鱼类祖先的起源时间可追溯到约380百万年前的泥盆纪。大约在194百万年前的早侏罗纪, 鲟形目鱼类祖先分化为鲟科和匙吻鲟科, 与泛大陆开始分裂, 大西洋出现的时间相吻合, 这一地质事件可能加速了鲟形目鱼类早期分化。在本研究中, 我国长江流域的中华鲟与长江鲟大约在6.9百万年前发生分化, 而Peng等^[1]推算出中华鲟与长江鲟的分化时间为10.5百万年前, 因此中华鲟与长江鲟可能在中新世晚期就已经出现。中新世中期东亚气候适宜, 到了中新世晚期发生全球性降温事件, 这个时期气候变冷伴随海退同时进行, 中华鲟与长江鲟的分化也许受到这一事件的影响。

3.2 鲟形目鱼类重要特征的演化格局

本文的研究显示, 鲟形目鱼类12个特征的演化具有不同的表现。总体上表现为两大类, 一类受系统发育限制, 另一类不受系统发育限制。一般认为, 特征受到系统发育限制, 说明这些特征的演化格局

表2 本研究鲟形目鱼类12个特征之间的相关性

Tab. 2 Correlations among the 12 investigated characters of the Acipenseriformes

	连续特征Continuous character										离散特征Discrete character							
	AF	PD	PA	FA	MA	SI	ES	MS	GR		生活方式Habitat				食性Diets			
											F	A	P	D1	D2	D3	D4	D5
DF	0.87***	-0.04	-0.22	0.36	0.27	0.14	0.47*	0.81***	-0.04	—	1.22	9.35*	2.04	-7.43*	3.61	-5.71	—	—
AF		-0.03	-0.23	0.12	0.07	-0.13	0.28	0.6**	0.15	—	0.12	2.64	1.79	-5.42**	13.0	1.66	—	—
PD			0.92***	-0.41*	-0.35	-0.06	-0.45*	-0.4*	0.05	—	-1.74	-2.28	-3.01**	-0.30	-3.80	-3.02	—	—
PA				-0.34	-0.26	0.02	-0.43*	-0.51**	0.10	—	-1.84	-1.42	-2.21*	0.38	-2.97	-2.36	—	—
FA					0.94***	0.65**	0.55**	0.61**	-0.06	—	6.70*	3.58	1.90	-3.49	-1.78	-6.51	—	—
MA						0.65**	0.40*	0.51**	-0.06	—	4.64	1.67	0.43	-4.76	-3.27	-7.39	—	—
SI							0.32	0.35	-0.09	—	0.36	0.50*	0.15	-1.29	-0.67	-2.60*	—	—
ES								0.54**	-0.05	—	0.66*	0.48	0.60	-0.10	0.31	-0.43**	—	—
MS									-0.13	—	198.11*	138.00	92.64*	-98.50*	17.39	-198.17*	—	—
GR										—	-13.80	5.11	-1.82	-0.71	354.92***	18.15*	—	—
生活方式 Habitat	F													-300.7*	33.26	-39.91	—	—
	A													33.44	-83.21	-10.36	—	—
	P													9.44	-64.90*	-36.25	—	—

注: “—”表示 $P<0.1$, “*”表示 $P<0.05$, “**”表示 $P<0.01$, “***”表示 $P<0.001$; DF. 背鳍条数; AF. 臀鳍条数; PD. 背鳍后骨板数; PA. 臀鳍后骨板数; MS. 雌性最大潜在体长; GR. 鳃耙; ES. 卵径; FA. 雌性初次性成熟年龄; MA. 雄性初次性成熟年龄; SI. 产卵间隔时间; F. 淡水定居型; A. 河海洄游型; P. 半咸水洄游型; D1. 鱼食性; D2. 昆虫幼体食性; D3. 滤食性; D4. 杂食性; D5. 底栖动物和小鱼食性; 连续特征间计算相关系数 r ; 离散特征与连续特征, 离散特征与离散特征之间计算后验均值Post.mean; “—”. mcmc采样过程中部分数据作为老化样本被舍弃

Note: “—” means $P<0.1$, “*” means $P<0.05$, “**” means $P<0.01$, “***” means $P<0.001$; DF. dorsal fin rays; AF. anal fin rays; PD. posterior dorsal fin scutes; PA. posterior anal fin scutes; MS. the maximum female body size; GR. gill rakers; ES. egg size; FA. female first maturity age; MA. the first maturity age of male; SI. spawning interval; F. potamodromous; A. anadromous; P. brackish; D1. fish diet; D2. insect larva diet; D3. filtering diet; D4. omnivorous; D5. benthic and small fish diet. The correlation between continuous characters uses r . The correlation between continuous and discrete characters, and the correlation among discrete characters use the empirical mean Post.mean; “—”. some data of the sampling process of mcmc are burned as aging samples

与系统发育关系相一致,也就是它们的演化导致了类群的分化和系统发育格局的形成。出现系统发育限制的原因,主要是遗传变异的保守性和强烈的自然选择作用。在本研究中,背鳍条数、臀鳍条数、鳃耙数、背鳍后骨板、臀鳍后骨板、最大潜在体长、生活习性和卵径共8个特征受到显著的系统发育限制。

在生活习性方面,鲟形目鱼类主要表现出3种生活习性类型:淡水定居型、河海洄游型和半咸水洄游型。鱼类的洄游是鱼类行为研究中的一个重要领域。本文通过对特征祖征状态重建分析发现,鲟形目鱼类祖先为淡水定居类型,其河海洄游习性在太平洋类群中多次出现,可能是太平洋类群具有相关的遗传基础,以及对地质历史上多次的气温和海平面变化的响应。地质历史上气温的升高和降低,海平面的升高和降低,导致水系范围变化,和鲟形目鱼类的分布发生变化,进而出现生活习性的变化和物种分化。而半咸水洄游习性在大西洋类群中多次出现,同样与相关的遗传基础和水环境变化相关。

此外,鲟形目鱼类的身体大小、背鳍条数、臀鳍条数、背鳍和臀鳍后骨板数,以及鳃耙数和卵径等特征,也表现了系统发育限制。生物身体大小和形态特征的演化为生物演化中最明显的特征。Cope's rule^[19]认为,生物类群在演化过程中,体型随时间的推移呈增大的趋势。在本研究中,鲟形目鱼类祖先类群为中间状态,分别向变大和变小两个方向演化,不完全符合Cope's rule,体现了生物演化过程中的多样性。背鳍和臀鳍条数,以及背鳍和臀鳍后骨板数的演化,表现了这些特征对鲟形目鱼类物种分化的作用。鳃耙数和卵径演化的系统发育限制,表现出在食性和繁殖的基础特征方面,鲟形目鱼类也具有保守性。

3.3 鲟形目鱼类的适应策略

在本研究中有4个特征不受系统发育的限制。一般认为,特征不受系统发育限制,主要是遗传变异的保守性低,容易发生变化,其自然选择作用相对不强烈,更多表现为对环境因素的适应变化。鲟形目鱼类中食性、雌性初次性成熟年龄、雄性初次性成熟年龄和产卵间隔时间不受系统发育限制,说明它们受自然选择的压力相对较轻,主要表现为对环境变化的适应。也就是当环境发生变化时,鲟形目鱼类通过改变食性、初次性成熟年龄和产卵间隔来适应环境。

Johnson等^[64]对鸭科鸟类的研究发现,所有热带和南半球的物种都有雄性护幼行为,但是所有北半球的物种不具有雄性护幼行为。他们认为北半

球物种不具有雄性护幼行为是因为系统发育的限制,不能演化出这一特征。Zeng和Liu^[65]对鲤形目鲤科鲟亚科鱼类下咽骨及下咽齿的宏进化研究发现,鲟亚科鱼类的下咽骨和下咽齿表现为3种类型,宽大的下咽骨和下咽齿;中间程度的下咽骨和形态各异的下咽齿;以及瘦长的下咽骨与极度侧扁的下咽齿,这些特征对应了不同的习性和摄食策略。系统发育比较分析显示,这些特征全部受到系统发育的限制,并且具有强烈的相关性,显示出鲟亚科鱼类具有一致性的演化格局。

曹文宣等^[66]研究了裂腹鱼类的演化与青藏高原隆升的关系,提出裂腹鱼类的演化存在3个级别,分别与青藏高原的3次隆升相对应。裂腹鱼的演化表现为纵向演化和横向演化两个方面。纵向上体鳞趋于退化,下咽齿行数趋于减少,触须趋于消失。横向上主要是食性相关特征的变化,例如口裂、下咽骨、下咽齿和肠管等。这说明裂腹鱼类的演化呈现出多样性的表现形式。本文的研究表明,鲟形目的演化也呈现出多样化的表现形式。一方面,背鳍条、臀鳍条、鳃耙数、背鳍后骨板、臀鳍后骨板、最大潜在体长、生活习性和卵径受系统发育的限制,表现出演化的主导方向和主体格局;另一方面,食性、初次性成熟年龄和产卵间隔时间表现出演化的可变性和对环境的适应性。

值得注意的是,特征相关性的分析也支持这一观点。在鲟形目鱼类中,一方面受系统发育限制的特征也表现出显著的相关性,如最大潜在体长与鳍条数、卵径、生活习性显著相关,背鳍条数与臀鳍条数的高度相关,这体现出鲟形目鱼类特征演化的一致性。另一方面,不受系统发育限制的特征如产卵间隔时间,与卵径、鳍条数、骨板数等特征不存在相关性,说明不受系统发育限制的特征可能会通过频繁的独立演化对不同环境条件作出反应。

本研究中形态特征如背鳍条、臀鳍条、背鳍后骨板、臀鳍后骨板和最大潜在体长,特别是鳃耙数、卵径等与食性和繁殖相关的基础特征受系统发育限制,而食性本身与雌、雄性初次性成熟年龄和产卵时间间隔等生态特征不受系统发育限制。这说明演化过程中一些形态学基础特征不容易发生变化,但食性和繁殖年龄等生态学特征容易发生变化,体现出鲟形目鱼类的适应策略,保证物种最大限度地适应复杂的环境。

自然界许多物种也发现演化过程中形态特征的系统发育保守与生态特征容易变化的现象,例如Stachewicz等^[67]对布甲虫的研究中,体长、腹部长度和腹部宽度等形态特征都受到了系统发育限制,

这些特征间表现出高度相关性, 研究人员认为系统发育限制比环境适应更能驱动地甲虫的体长等形态特征的演化。Sternberg和Kennard^[68]在对澳大利亚淡水鱼的研究中指出, 生活史策略(繁殖力、卵径、性成熟年龄等)在演化中最不稳定, 可能以频繁和独立的演化, 从而保证在不同环境中实现种群最大化。这些类群与鲟形目鱼类的特征演化表现出一致的规律。

3.4 中华鲟和长江鲟的物种保护

中华鲟和长江鲟均为我国一级重点保护野生动物种, 其中长江鲟已被认定为野外灭绝, 中华鲟也多年未监测到野外自然繁殖, 目前的物种保护形势极为严峻。本文的研究显示, 中华鲟和长江鲟为姐妹物种, 其祖先物种出现在3750万年前, 于960万年前分化为中华鲟和长江鲟的两个物种。长江鲟保留了淡水定居的生活习性, 中华鲟形成河海洄游习性, 并且发生体型变大, 性成熟年龄推迟, 产卵时间间隔变长, 食性出现鱼食性的变化。这些与一般洄游鱼类中发生的变化是一致的^[69-72]。

研究显示, 晚中新世约11.6至5.3百万年前, 发生了全球的降温事件^[72], 这一时期全球气候变冷和海退同时进行, 海平面下降幅度达40—50 m, 有利于中华鲟扩大分布范围。可能是伴随着扩大范围的分布, 形成了中华鲟的洄游习性, 其体型变大, 并进入海洋, 形成河海洄游习性。

本文的研究结果表明在鲟类的演化过程中主要以食性、性成熟年龄和产卵时间间隔等特征的演化适应其环境的变化。对比中华鲟和长江鲟的差别, 可以看到这些正是中华鲟适应河海洄游习性产生的变化, 即中华鲟通过摄食动物源性食物, 推迟性成熟年龄和延长繁殖时间间隔来适应其不同的生活习性和环境。因此, 在其物种的保护中, 不管是野外保护还是室内养殖都要重视给予其优质的食物。Yu等^[73]的研究显示, 中华鲟的最短繁殖间隔为2年, 即其仅需要半年的海洋育肥时间即可回到淡水繁殖。在海水中, 中华鲟的食物成分中有鲢、鳙类, 因此, 优质的食物对中华鲟的生活史进程具有极为重要的作用。

研究表明, 目前长江鲟没有野外繁殖, 长江鲟2022年被宣布野外灭绝^[74]。本研究显示, 长江鲟独特地演化了杂食的习性, 这是一种被迫的适应策略。长江鲟作为长江中的大型河流底栖性鱼类, 没有洄游习性, 仅生活在河流环境, 因此需要充足的河流环境和足够的食物来源。近年来, 长江上游的水电梯级开发导致其生境的碎片化和栖息地丧失, 严重威胁其物种的生存, 其物种保护需要考虑合适

的生境和足够的食物供给。

参考文献:

- [1] Peng Z, Ludwig A, Wang D, *et al.* Age and biogeography of major clades in sturgeons and paddlefishes (Pisces: Acipenseriformes) [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2007, **42**(3): 854-862.
- [2] Nikulina E A, Schmölcke U. Reconstruction of the historical distribution of sturgeons (Acipenseridae) in the eastern North Atlantic based on ancient DNA and bone morphology of archaeological remains: implications for conservation and restoration programmes [J]. *Diversity and Distributions*, 2016, **22**(10): 1036-1044.
- [3] Choudhury A, Dick T A. The historical biogeography of sturgeons (Osteichthyes: Acipenseridae): a synthesis of phylogenetics, palaeontology and palaeogeography [J]. *Journal of Biogeography*, 1998, **25**(4): 623-640.
- [4] White S L, Fox D A, Beridze T, *et al.* Decades of global sturgeon conservation efforts are threatened by an expanding captive culture industry [J]. *Fisheries*, 2022, **48**(2): 54-61.
- [5] Hilton E J, Kynard B, Balazik M T, *et al.* Review of the biology, fisheries, and conservation status of the Atlantic Sturgeon, (*Acipenser oxyrinchus oxyrinchus* Mitchill, 1815) [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2016, **32**(S1): 30-66.
- [6] Cheng P L, Yu D, Liu H Z, *et al.* Molecular phylogeny of Acipenseriformes based on complete mitochondrial genome sequence [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, **45**(3): 487-494. [程佩琳, 俞丹, 刘焕章, 等. 基于线粒体基因组全序列的鲟形目鱼类(Pisces: Acipenseriformes)的分子系统发育重建 [J]. *水生生物学报*, 2021, **45**(3): 487-494.]
- [7] Petrushkiewa D S, Khodorevskaya R P. Distribution and qualitative structure of sturgeon (Acipenseridae) population of the coast of kalmykia [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 1999, **15**(4/5): 302-303.
- [8] Chen X H. Biology and Natural Resource Status of Sturgeon Fishes [M]. Beijing: Ocean Press, 2007: 17-140. [陈细华. 鲟形目鱼类生物学与资源现状 [M]. 北京: 海洋出版社, 2007: 17-140.]
- [9] Dobzhansky T. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution [J]. *The American Biology Teacher*, 1973, **35**(3): 125-129.
- [10] Harvey P H, Nee S. New uses for new phylogenies [J]. *European Review*, 1993, **1**(1): 11-19.
- [11] Ackerly D D. Phylogenetic Methods in Ecology [M]. Encyclopedia of Life Sciences, 2009: 1-9.
- [12] Blomberg S P, Garland T Jr. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2002, **15**(6): 899-910.

- [13] Ren L, Huang W, Cannon S B. Reconstruction of ancestral genome reveals chromosome evolution history for selected legume species [J]. *The New Phytologist*, 2019, **223**(4): 2090-2103.
- [14] Pearse W D, Legendre P, Peres-Neto P R, *et al.* The interaction of phylogeny and community structure: Linking the community composition and trait evolution of clades [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, **28**(10): 1499-1511.
- [15] Lindenfors P, Tullberg B S, Biuw M. Phylogenetic analyses of sexual selection and sexual size dimorphism in Pinnipeds [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2002, **52**(3): 188-193.
- [16] Felsenstein J. Phylogenies and the comparative method [J]. *The American Naturalist*, 1985, **125**(1): 1-15.
- [17] Pagel M. Inferring the historical patterns of biological evolution [J]. *Nature*, 1999, **401**(6756): 877-884.
- [18] Garamszegi L Z. Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology: Concepts and Practice [M]. Berlin Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2014: 3-18.
- [19] Cope E D. The Primary Factors of Organic Evolution [M]. Chicago: The Open Court Publishing Company, 1896: 53-107.
- [20] Laurin M. The evolution of body size, Cope's rule and the origin of amniotes [J]. *Systematic Biology*, 2004, **53**(4): 594-622.
- [21] Froese R, Pauly D. FishBase. World wide web electronic publication. Available online: www.fishbase.org, accessed on 18 March 2021.
- [22] Mikodina E V, Ruban G I. Current data on Sakhalin sturgeon *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Acipenseriformes) biology (review) [J]. *Inland Water Biology*, 2021, **14**(6): 722-731.
- [23] Myers P, Espinosa R, Parr C S, *et al.* The animal diversity web. Available online: <https://animaldiversity.org>, accessed on 03 August 2021.
- [24] Moser M L, Israel J A, Neuman M, *et al.* Biology and life history of Green sturgeon (*Acipenser medirostris* Ayres, 1854): state of the science [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2016(32): 67-86.
- [25] Kuhajda B R, Rider S J. Status of the imperiled Alabama sturgeon (*Scaphirhynchus suttkusi* Williams and Clemmer, 1991) [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2016(32): 15-29.
- [26] Bailey R M, Cross F B. River sturgeons of the American genus *Scaphirhynchus*: characters, distribution, and synonymy [J]. *Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters*, 1954(39): 169-208.
- [27] George S G, Slack W T, Hoover J J. A note on the fecundity of pallid sturgeon [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2012, **28**(4): 512-515.
- [28] Weisel G F. The integument of the paddlefish, *Polyodon spathula* [J]. *Journal of Morphology*, 1975, **145**(2): 143-150.
- [29] Phelps Q E, Tripp S J, Hamel M J, *et al.* Status of knowledge of the shovelnose sturgeon (*Scaphirhynchus platyrhynchus*, Rafinesque, 1820) [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2016(32): 249-260.
- [30] Zhang T Q, Zhang K X. Morphological and biological character of Russia sturgeon (*Acipenser gueldenstaedti*) [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2002(2): 67-68. [张彤晴, 张亢西. 关于俄罗斯鲟的形态特征及其生物学特性 [J]. *江苏农业科学*, 2002(2): 67-68.]
- [31] Grzimek B. Grzimek's Animal Life Encyclopedia: Mammals I-IV [M]. New York: Nostrand Reinhold Co, 1972: 486-487.
- [32] Carmona R, Domezain A, Garcia-gallego M, *et al.* Biology, Conservation and Sustainable Development of Sturgeons [M]. Dordrecht: Springer, 2009: 51-61.
- [33] Billard R, Lecointre G. Biology and conservation of sturgeon and paddlefish [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2000, **10**(4): 355-392.
- [34] Rosel P E, Dizon A E, Haygood M G. Variability of the mitochondrial control region in populations of the harbour porpoise, *Phocoena*, on interoceanic and regional scales [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1995, **52**(6): 1210-1219.
- [35] Thompson J D, Gibson T J, Plewniak F, *et al.* The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools [J]. *Nucleic Acids Research*, 1997, **25**(24): 4876-4882.
- [36] Talavera G, Castresana J. Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments [J]. *Systematic Biology*, 2007, **56**(4): 564-577.
- [37] Zhang D, Gao F, Jakovlić I, *et al.* PhyloSuite: an integrated and scalable desktop platform for streamlined molecular sequence data management and evolutionary phylogenetics studies [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2020, **20**(1): 348-355.
- [38] Kalyaanamoorthy S, Minh B Q, Wong T K F, *et al.* ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates [J]. *Nature Methods*, 2017, **14**(6): 587-589.
- [39] Christie A. The stochastic behavior of common stock variances: Value, leverage and interest rate effects [J]. *Journal of Financial Economics*, 1982, **10**(4): 407-432.
- [40] Huelsenbeck J P, Ronquist F. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees [J]. *Bioinformatics*, 2001, **17**(8): 754-755.
- [41] Nguyen L T, Schmidt H A, von Haeseler A, *et al.* IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2015, **32**(1): 268-274.
- [42] Minh B Q, Nguyen M A T, von Haeseler A. Ultrafast ap-

- proximation for phylogenetic bootstrap [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2013, **30**(5): 1188-1195.
- [43] Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, *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.
- [44] Shimodaira H, Hasegawa M. Multiple comparisons of log-likelihoods with applications to phylogenetic inference [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1999, **16**(8): 1114.
- [45] Kishino H, Hasegawa M. Evaluation of the maximum likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA sequence data, and the branching order in hominoidea [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 1989, **29**(2): 170-179.
- [46] Shimodaira H. An approximately unbiased test of phylogenetic tree selection [J]. *Systematic Biology*, 2002, **51**(3): 492-508.
- [47] Hughes L C, Ortí G, Huang Y, *et al.* Comprehensive phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) based on transcriptomic and genomic data [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, **115**(24): 6249-6254.
- [48] Egerton P M G. On chondrosteus, an extinct genus of the sturionidaek, found in the Lias formation at Lyme Regis [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1858(148): 871-885.
- [49] Macalpin A. *Paleopsephurus wilsoni*, a New Polyodontid Fish from the Upper Cretaceous of Montana, with a Discussion of Allied Fish, Living and Fossil [M]. Museum of Paleontology University of Michigan Press, 1947: 167-234.
- [50] Wang X, Wang Q, Wang Y, *et al.* Stratigraphic sequence and vertebrate-bearing beds of the lower part of the Yixian formation in Sihetun and neighboring area, western Liaoning, China [J]. *Vertebrata Palasiatica*, 1998, **36**(2): 81-101. [汪筱林, 王元青, 王原, 等. 辽西四合屯及周边地区义县组下部地层层序与脊椎动物化石层位 [J]. *古脊椎动物学报*, 1998, **36**(2): 81-101.]
- [51] Rambaut A, Drummond A J, Xie D, *et al.* Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7 [J]. *Systematic Biology*, 2018, **67**(5): 901-904.
- [52] Rambaut A. Figtree version 1.4. 0. Available online: <https://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>, accessed on 15 May 2021.
- [53] Maddison W P, Maddison D R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Available online: www.mesquiteproject.org, version 3.70, accessed on 02 April 2022.
- [54] Team R C. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available online: <https://www.R-project.org>, accessed on 09 May 2022.
- [55] Paradis E, Schliep K. Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R [J]. *Bioinformatics*, 2019, **35**(3): 526-528.
- [56] Revell L J. Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things) [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, **3**(2): 217-223.
- [57] Blomberg S P, Garland T, Ives A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile [J]. *Evolution*, 2003, **57**(4): 717.
- [58] Pagel M. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies [J]. *Systematic Biology*, 1999, **48**(3): 612-622.
- [59] Zhao Y H, Zeng Y, Si X F. The application of phylogenetic methods in community ecology [J]. *Bio-Protocol*, 2021: e1010670. [赵郁豪, 曾嶸, 斯幸峰. 谱系分析在群落生态学中的应用 [J]. *Bio-Protocol*, 2021: e1010670.]
- [60] Fritz S A, Purvis A. Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: a new measure of phylogenetic signal strength in binary traits [J]. *Conservation Biology: the Journal of the Society for Conservation Biology*, 2010, **24**(4): 1042-1051.
- [61] Orme D, Freckleton R, Thomas G, *et al.* CAPER: comparative analyses of phylogenetics and evolution in R. Available online: <https://CRAN.R-project.org/package=caper>, R package version 0.5, 2012, accessed on 25 August 2022.
- [62] Hadfield J D. MCMC methods for multi-Response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package [J]. *Journal of Statistical Software*, 2010, **33**(2): 1-22.
- [63] Münkemüller T, Lavergne S, Bzeznik B, *et al.* How to measure and test phylogenetic signal [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, **3**(4): 743-756.
- [64] Johnson K P, McKinney F, Sorenson M D. Phylogenetic constraint on male parental care in the dabbling ducks [J]. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 1999, **266**(1421): 759-763.
- [65] Zeng Y, Liu H. The evolution of pharyngeal bones and teeth in Gobioninae fishes (Teleostei: Cyprinidae) analyzed with phylogenetic comparative methods [J]. *Hydrobiologia*, 2011, **664**(1): 183-197.
- [66] Cao W X, Chen Y Y, Wu Y F, *et al.* Origin and Evolution of Schizothoracine Fishes in Relation to the Uplift of the Xizang Plateau [M]. Tibetan Expedition Team of the Chinese Academy of Science Studies. On the Period, Amplitude and Type of the Uplift of the Qinghai-Xizang Plateau. Beijing: Science Press, 1981: 118-130. [曹文宣, 陈宜瑜, 武云飞, 等. 裂腹鱼类的起源和演化及其与青藏高原隆起的关系 [M]. 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式问题. 北京: 科学出版社, 1981: 118-130.]
- [67] Stachewicz J D, Fountain-Jones N M, Koontz A, *et al.* Strong trait correlation and phylogenetic signal in North

- American ground beetle (Carabidae) morphology [J]. *Ecosphere*, 2021, **12**(11): e03832.
- [68] Sternberg D, Kennard M J. Phylogenetic effects on functional traits and life history strategies of Australian freshwater fish [J]. *Ecography*, 2014, **37**(1): 54-64.
- [69] Kindsvater H K, Braun D C, Otto S P, *et al.* Costs of reproduction can explain the correlated evolution of semelparity and egg size: theory and a test with salmon [J]. *Ecology letters*, 2016, **19**(6): 687-696.
- [70] Kinnison M T, Unwin M J, Hendry A P, *et al.* Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations [J]. *Evolution*, 2001, **55**(8): 1656-1667.
- [71] Quinn T P, Vøllestad L A, Peterson J, *et al.* Influences of freshwater and marine growth on the egg size-egg number tradeoff in Coho and Chinook Salmon [J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2004, **133**(1): 55-65.
- [72] Kennett J P. Marine Geology [M]. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall, 1982: 752-787.
- [73] Yu D, Gao X, Shen Z, *et al.* Novel insights into the reproductive strategies of wild Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*) populations based on the kinship analysis [J]. *Water Biology and Security*, 2023, **2**(2): 100134.
- [74] IUCN. The IUCN red list of threatened species. Available online: www.iucnredlist.org, version (01/2022), accessed on 20 March 2022.
- [75] Chen X W, Jiang S, Shi Z Y, *et al.* Mitochondrial genome of the Siberian sturgeon *Acipenser baerii* [J]. *Mitochondrial DNA*, 2012, **23**(2): 120-122.
- [76] Ozcelik H, Shi X, Chang M C, *et al.* Long-range PCR and next-generation sequencing of BRCA1 and BRCA2 in breast cancer [J]. *The Journal of Molecular Diagnostics*, 2012, **14**(5): 467-475.
- [77] Kim K Y, Lee S Y, Song H Y, *et al.* Complete mitogenome of the Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* (Acipenseriformes; Acipenseridae) [J]. *Fisheries and Aquatic Sciences*, 2009, **12**(1): 35-43.
- [78] Shedko S V. The low level of differences between mitogenomes of the Sakhalin sturgeon *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892 and the green sturgeon *A. medirostris* Ayeres, 1854 (Acipenseridae) indicates their recent divergence [J]. *Russian Journal of Marine Biology*, 2017, **43**(2): 176-179.
- [79] Mugue N, Barmintseva A, Schepetov D, *et al.* Complete mitochondrial genomes of the critically endangered Ship sturgeon *Acipenser nudipectus* from two seas [J]. *Mitochondrial DNA Part B*, 2016, **1**(1): 195-197.
- [80] Li C, Cheng L, Li J T, *et al.* Complete mitochondrial genome of sterlet (*Acipenser ruthenus*) [J]. *Mitochondrial DNA*, 2015, **26**(2): 259-260.
- [81] Li C, Lu C Y, Li J T, *et al.* Complete mitochondrial genome of Amur sturgeon (*Acipenser schrenckii*) [J]. *Mitochondrial DNA*, 2014, **25**(4): 282-283.
- [82] Arnason U, Gullberg A, Janke A, *et al.* Mitogenomic analyses of deep gnathostome divergences: a fish is a fish [J]. *Gene*, 2004(333): 61-70.
- [83] Popović D, Baca M, Panagiotopoulou H. Complete mitochondrial genome sequences of Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*, Gulf sturgeon, *A. o. desotoi* and European sturgeon *A. sturio* (Acipenseriformes: Acipenseridae) obtained through next generation sequencing [J]. *Mitochondrial DNA Part A*, 2016, **27**(4): 2549-2551.
- [84] Inoue J G, Miya M, Tsukamoto K, *et al.* Basal actinopterygian relationships: a mitogenomic perspective on the phylogeny of the “ancient fish” [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2003, **26**(1): 110-120.
- [85] Schroeter J C, Maloy A P, Rees C B, *et al.* Fish mitochondrial genome sequencing: expanding genetic resources to support species detection and biodiversity monitoring using environmental DNA [J]. *Conservation Genetics Resources*, 2020, **12**(3): 433-446.
- [86] Nedoluzhko A V, Sharko F S, Tsygankova S V, *et al.* Molecular phylogeny of one extinct and two critically endangered Central Asian sturgeon species (genus *Pseudoscaphirhynchus*) based on their mitochondrial genomes [J]. *Scientific Reports*, 2020, **10**(1): 1-7.
- [87] Sheraliev B, Peng Z. Complete mitochondrial genome sequence and phylogenetic position of the Amu Darya sturgeon, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni* (Acipenseriformes: Acipenseridae) [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2020, **36**(4): 389-392.
- [88] Noack K, Zardoya R, Meyer A. The complete mitochondrial DNA sequence of the bichir (*Polypterus ornatipinnis*), a basal ray-finned fish: ancient establishment of the consensus vertebrate gene order [J]. *Genetics*, 1996, **144**(3): 1165-1180.

EVOLUTIONARY PATTERN AND ADAPTIVE STRATEGIES OF KEY MORPHOLOGICAL AND ECOLOGICAL CHARACTERS IN THE ACIPENSERIFORMES

JIANG Ming^{1,2} and LIU Huan-Zhang²

(1. *College of Fisheries and Life Science, Dalian Ocean University, Dalian 116023, China*; 2. *The Key Laboratory of Aquatic Biodiversity and Conservation, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China*)

Abstract: In this study, we downloaded complete mitochondrial genome sequences of 27 Acipenseriformes species, with Polypteriformes species as outgroups, to construct molecular phylogenetic trees. Based on these trees, we analyzed macroevolutionary pattern of 12 morphological and ecological traits with the phylogenetic comparative methods (PCMs), such as reconstructing ancestral character states, analyzing character phylogenetic constraints and testing the character correlations. The results showed that 8 traits such as habitat, body size, dorsal fin rays, anal fin rays, posterior dorsal fin scutes, posterior anal fin scutes, gill rakers and egg size, were phylogenetically constrained, indicating that the evolution of these characters were associated with phylogeny and strongly affected by natural selection. Four traits including diets, female first maturity age, male first maturity age and spawning interval, showed no phylogenetic signals, indicating their adaptations to the environments. Reconstruction of ancestral character states showed that many Acipenseriformes species exhibited a pattern of evolution from the intermediate state of ancestral species evolving to two directions: becoming larger and smaller respectively. For example, body size, dorsal fin rays, anal fin rays, first maturity age all showed this pattern. For the adaptive strategies, the Acipenseriformes showed the constraints of some morphological characters such as gill rakers, egg size and the flexible adaptations to different environments for the coordinating ecological characters such as diets, first maturity age, egg size, spawning interval. Results of this study can provide valuable information for understanding macroevolutionary pattern of the Acipenseriformes and give hints for species conservation.

Key words: Acipenseriformes; Character evolution; Phylogenetic signal; Macroevolution; Ancestral state reconstruction; Adaptive strategy

附表 1 本研究用于系统发育分析的物种及GenBank登录号

Appendix 1 Species and GenBank accession numbers used for phylogenetic analysis in this study

科 Family	属 Genus	种 Organism	序列号 ID	长度 Length(bp)	参考文献 Reference
Acipenseridae	<i>Acipenser</i>	<i>Acipenser baerii</i>	NC_017603.1	16763	[75]
		<i>Acipenser brevirostrum</i>	MK078263.1	16596	[6]
		<i>Acipenser dabryanus</i>	MK078262.1	16439	[6]
		<i>Acipenser fulvescens</i>	NC_030325.1	16542	[76]
		<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	NC_012576.1	16594	[77]
		<i>Acipenser medirostris</i>	NC_028405.1	16611	Unpublished
		<i>Acipenser mikadoi</i>	NC_031188.1	16610	[78]
		<i>Acipenser nudiiventris</i>	NC_030344.1	16543	[79]
		<i>Acipenser oxyrinchus</i>	NC_028290.1	16565	Unpublished
		<i>Acipenser persicus</i>	MK213065.2	16587	Unpublished
		<i>Acipenser ruthenus</i>	NC_022453.1	16790	[80]
		<i>Acipenser schrenckii</i>	NC_021757.1	16684	[81]
		<i>Acipenser sinensis</i>	MK078261.1	16524	[6]
		<i>Acipenser stellatus</i>	NC_005795.1	16537	[82]
		<i>Acipenser sturio</i>	NC_027417.1	16555	[83]
		<i>Acipenser transmontanus</i>	NC_004743.1	16692	[84]
		<i>Acipenser naccarii</i>	MK078265.1	16759	[6]
	<i>Huso</i>	<i>Huso dauricus</i>	MK078264.1	16766	[6]
		<i>Huso huso</i>	NC_005252.1	16760	Unpublished
	<i>Scaphirhynchus</i>	<i>Scaphirhynchus albus</i>	NC_030324.1	16494	[85]
		<i>Scaphirhynchus platyrhynchus</i>	NC_030326.1	16495	Unpublished
		<i>Scaphirhynchus suttkusi</i>	NC_036060.1	16495	Unpublished
	<i>Pseudoscaphirhynchus</i>	<i>Pseudoscaphirhynchus hermanni</i>	NC_058992.1	16640	[86]
		<i>Pseudoscaphirhynchus fedtschenkoi</i>	NC_058991.1	16613	[86]
		<i>Pseudoscaphirhynchus kaufmanni</i>	NC_050885.1	16597	[87]
Polyodontidae	<i>Polyodon</i>	<i>Polyodon spathula</i>	MK078260.1	16521	[6]
	<i>Psephurus</i>	<i>Psephurus gladius</i>	NC_005834.1	16483	[1]
Polypteridae	<i>Erpetoichthys</i>	<i>Erpetoichthys calabaricus</i>	NC_005251.1	16674	Unpublished
	<i>Polypterus</i>	<i>Polypterus ornatipinnis</i>	NC_001778.1	16624	[88]

附表 2 本研究鲟形目物种的12个特征
Appendix 2 12 investigated traits of the Acipenseriformes

物种 Species	生活习性 Habitat	食性 Diets	背鳍 条数 DF	臀鳍 条数 AF	鳃耙 数GR	背鳍后 骨板数 PD	臀鳍后 骨板数 PA	雌性最 大潜 在体长 MS (cm)	卵径ES (mm)	雌性初 次性 成熟年龄 FA (Year)	雄性初 次性 成熟年龄 MA (Year)	产卵间隔 时间SI (Year)
<i>Acipenser baerii</i>	淡水定居	底栖动物、 小鱼	43	25	35	0	0	200	3.65	23.50	21.00	4.50
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	半咸水洄游	鱼食性	39	26	26	1	2	230	3.25	15.00	11.00	4.50
<i>Acipenser persicus</i>	半咸水洄游	鱼食性	39	26	23	1	2	240	3.50	10.50	8.00	3.00
<i>Acipenser naccarii</i>	半咸水洄游	底栖动物、 小鱼	42	28	33	6	5	200	2.20	10.00	7.00	3.00
<i>Acipenser brevirostrum</i>	淡水定居	底栖动物、 小鱼	36	21	26	2	2	140	3.25	12.00	8.50	5.50
<i>Acipenser fulvescens</i>	淡水定居	底栖动物、 小鱼	40	28	33	2	2	240	3.10	18.00	20.50	4.50
<i>Acipenser nudiventris</i>	半咸水洄游	底栖动物、 小鱼	48	27	35	0	0	200	2.25	15.00	9.00	2.50
<i>Acipenser ruthenus</i>	淡水定居	昆虫幼体	41	25	19	0	0	110	2.44	6.50	4.00	1.50
<i>Acipenser stellatus</i>	半咸水洄游	鱼食性	47	29	27	0	0	220	2.60	11.00	9.00	3.50
<i>Pseudoscaphirhynchus fedtschenkoi</i>	淡水定居	底栖动物、 小鱼	32	20	9	5	3	30	1.55	9.00	9.00	—
<i>Pseudoscaphirhynchus hermanni</i>	淡水定居	底栖动物、 小鱼	30	19	10	5	2	30	—	6.00	6.00	—
<i>Pseudoscaphirhynchus kaufmanni</i>	淡水定居	底栖动物、 小鱼	32	20	16	5	3	40	2.10	7.00	6.00	4.50
<i>Huso huso</i>	半咸水洄游	鱼食性	65	32	27	0	0	850	3.57	18.00	13.00	5.50
<i>Scaphirhynchus albus</i>	淡水定居	底栖动物、 小鱼	40	26	10	9	8	180	2.75	10.00	7.00	3.00
<i>Scaphirhynchus platyrhynchus</i>	淡水定居	昆虫幼体	33	21	17	9	9	90	2.50	10.50	8.00	3.50
<i>Scaphirhynchus suttkusi</i>	淡水定居	昆虫幼体	32	20	10	8	8	80	2.70	9.00	5.00	2.50
<i>Acipenser dabryanus</i>	淡水定居	杂食性	45	33	44	2	—	120	3.15	9.00	4.00	1.50
<i>Acipenser sinensis</i>	河海洄游	鱼食性	54	34	21	2	2	400	4.50	20.00	13.00	6.00
<i>Acipenser schrenckii</i>	淡水定居	底栖动物、 小鱼	46	26	41	7	7	290	3.26	13.00	8.50	4.00
<i>Acipenser transmontanus</i>	河海洄游	鱼食性	47	28	35	0	0	610	4.00	22.50	15.00	4.00
<i>Acipenser medirostris</i>	河海洄游	底栖动物、 小鱼	38	26	19	2	2	210	3.85	11.00	9.00	4.00
<i>Acipenser mikadoi</i>	河海洄游	鱼食性	38	27	19	2	2	200	3.80	11.00	9.00	2.50
<i>Huso dauricus</i>	淡水定居	鱼食性	50	31	20	2	2	560	4.00	20.00	17.50	4.50
<i>Acipenser oxyrinchus</i>	河海洄游	底栖动物、 小鱼	42	27	21	6	6	430	2.75	26.00	22.00	4.00
<i>Acipenser sturio</i>	河海洄游	底栖动物、 小鱼	40	28	22	6	4	500	2.70	14.50	11.00	2.00
<i>Polyodon spathula</i>	淡水定居	滤食性	53	58	400	0	0	250	2.55	10.00	7.00	3.00
<i>Psephurus gladius</i>	淡水定居	鱼食性	54	53	53	0	0	300	2.50	10.50	7.50	—

注: DF. 背鳍条数; AF. 臀鳍条数; GR. 鳃耙; PD. 背鳍后骨板数; PA. 臀鳍后骨板数; MS. 雌性最大潜在体长; ES. 卵径; FA. 雌性初次性成熟年龄; MA. 雄性初次性成熟年龄; SI. 产卵间隔时间; “—”表示缺失数据

Note: DF. dorsal fin rays; AF. anal fin rays; GR. gill rakers; PD. posterior dorsal fin scutes; PA. posterior anal fin scutes; MS. maximum female body size; ES. egg size; FA. female first maturity age; MA. male first maturity age; SI. spawning interval; “—” means missing data

附表 3 系统发育树拓扑结构检验结果

Appendix 3 Results of topological tests for phylogenetic trees

数据Data	拓扑结构Treetopology	−ln likelihood	KH	SH	WKH	WSH	AU
线粒体基因序列	ML树	−58708.975	0.481	0.963	0.481	0.961	0.663
	BI树	−58712.136	0.388	0.632	0.388	0.804	0.474

附表 4 鲟形目鱼类分化时间的估算结果(节点数字与图 3对应, 每一单位表示一百万年)

Appendix 4 Detailed results of divergence times of the Acipenseriformes(Nodes are corresponding to Figure 3, each unit represents one million years)

节点 Node	后验均值 Posterior mean	95%置信区间 95% credibility interval	节点 Node	后验均值 Posterior mean	95%置信区间 95% credibility interval
C1	379.66	346.01—414.04	N11	0.87	0.08—2.08
C2	194.82	190.71—199.29	N12	63.68	38.94—92.99
C3	76.85	70.47—83.24	N13	49.96	27.52—73.40
C4	126.26	122.34—130.23	N14	43.14	22.46—65.10
N1	101.45	75.22—123.63	N15	24.14	9.51—40.23
N2	40.82	8.54—83.61	N16	10.72	2.71—21.38
N3	61.39	31.31—95.29	N17	0.68	0.04—1.82
N4	26.06	8.08—49.52	N18	31.02	12.08—52.57
N5	3.58	0.44—8.56	N19	28.45	12.00—49.10
N6	3.75	14.36—64.73	N20	16.77	6.16—29.65
N7	9.75	1.38—22.69	N21	13.34	4.86—24.66
N8	6.90	1.14—15.30	N22	5.52	1.48—11.08
N9	81.23	53.00—106.65	N23	3.06	0.47—6.53
N10	1.82	0.25—3.68			

附表 5 鲟形目鱼类特征的马尔可夫链蒙特卡洛广义线性混合模型结果

Appendix 5 Results of MCMCglmm modles for 12 investigated traits of the Acipenseriformes

		Modle	post.mean	95%CI	ESS	Pmcmc			Modle	post.mean	95%CI	ESS	Pmcmc
DF	Habitat	Intercept	45.04	30.1—59.38	18000	<6e-05***	SI	Habitat	Intercept	3.36	2.33—4.41	18000	0.001***
		A	1.22	−5.38—8.11	18000	0.710			A	0.36	−0.97—1.67	18000	0.571
		P	9.35	1.63—17.19	18000	0.019*			P	0.50	−0.74—1.7	18000	0.403
	Diets	Intercept	46.40	29.33—64.13	16623	0.000***	Diets	Intercept	3.78	2.48—4.9	17057	0.001***	
		D2	−7.43	−11.12—−3.46	9092	0.012*		D2	−1.29	−2.82—0.18	18000	0.088	
		D3	3.61	−20.8—28.19	18000	0.765		D3	−0.67	−3.34—2.06	16807	0.585	
		D1	2.04	−2.19—6.23	6285	0.297		D1	0.15	−0.79—1.17	18000	0.748	
		D4	−5.71	−15.42—−3.16	7284	0.208		D4	−2.60	−5.05—0.25	16638	0.034*	
AF	Habitat	Intercept	37.18	25.93—48.21	17129	0.000***	ES	Habitat	Intercept	5.08	1.05—9.42	18000	0.021*
		A	0.12	−4.47—4.76	17379	0.955			A	0.80	−0.55—2.22	18000	0.247
		P	2.64	−3.11—8.49	18000	0.353			P	0.36	−1.66—2.33	18000	0.720
	Diets	Intercept	35.15	24.49—46.14	17515	<6e-05***	Diets	Intercept	6.80	3.75—9.92	17165	0.000***	
		D2	−5.42	−7.57—−3.03	18000	0.003**		D2	−0.15	−0.92—0.61	18123	0.671	
		D3	13.08	−2.16—28	17596	0.090		D3	−8.60	−13—−4.28	18000	0.000***	
		D1	1.79	−0.62—4.12	18000	0.121		D1	0.62	−0.07—1.33	18000	0.075	
		D4	1.66	−3.84—7.21	18000	0.536		D4	−0.63	−2.28—1.01	18000	0.428	

续表 5

	Modle	post.mean	95%CI	ESS	Pmcmc		Modle	post.mean	95%CI	ESS	Pmcmc
PD	Habitat Intercept	3.21	-2.24—8.84	18000	0.196	MS	Habitat Intercept	245.20	-203.15—705.56	18000	0.271
	A	-1.74	-4.66—0.94	17458	0.217		A	198.11	42.91—350.11	18000	0.015*
	P	-2.28	-5.3—0.81	18000	0.132		P	138.01	-81.04—354.71	18000	0.210
	Diets Intercept	4.49	-0.5—9.02	18000	0.060		Diets Intercept	274.60	-123.14—675.81	18000	0.166
	D2	-0.30	-3.15—2.63	16628	0.797		D2	-98.47	-164.14—-30.54	18000	0.011*
	D3	-3.79	-11.11—3.58	18614	0.272		D3	17.39	-543.96—587.49	18000	0.943
	D1	-3.01	-4.86—-1.21	18000	0.002**		D1	92.64	8.12—174.87	16261	0.026*
	D4	-3.02	-7.28—1.26	18000	0.153		D4	-198.18	-386.27—-3.68	18000	0.044*
PA	Habitat Intercept	2.85	-2.19—7.7	18000	0.198	GR	Habitat Intercept	105.25	-1.77—212.98	17614	0.053
	A	-1.84	-4.27—0.68	16170	0.143		A	-13.80	-48.1—19.91	18000	0.412
	P	-1.42	-4.08—1.36	18686	0.286		P	5.11	-47.8—55.59	18000	0.841
	Diets Intercept	3.68	-0.41—8.01	18000	0.077		Diets Intercept	32.73	11.92—54.28	18000	0.005**
	D2	0.38	-2.29—2.99	17131	0.771		D2	-0.71	-10.83—7.73	15520	0.949
	D3	-2.97	-9.41—3.67	18000	0.341		D3	354.91	323.66—385.64	16032	<6e-05***
	D1	-2.21	-3.9—-0.65	18000	0.012*		D1	-1.82	-8.32—4.51	14699	0.532
	D4	-2.36	-6.34—1.45	17449	0.217		D4	18.15	3.07—31.83	18000	0.017*
FA	Habitat Intercept	10.77	1.44—19.75	17181	0.032*	Habitat	Intercept	-269.08	-459.06—-53.6	5.37	0.001***
	A	6.70	1.47—11.93	14574	0.017*		F D2	270.81	46.88—470.31	6.736	0.002**
	P	3.58	-1.9—9.18	17361	0.176		D3	208.63	-5.23—453.67	14.175	0.051
	Diets Intercept	12.89	1.83—23.22	18592	0.036*		D1	136.12	-98.17—370.61	86.972	0.197
	D2	-3.49	-10.63—2.96	9649	0.299		D4	131.62	-70.1—356.67	8.968	0.260
	D3	-1.78	-17.72—15.57	14209	0.778		A D2	165.60	-29.43—333.12	29.196	0.098
	D1	1.90	-2.61—6.23	17604	0.375		D3	-31.27	-326.54—290.58	31.945	0.860
	D4	-6.51	-17.47—4.45	11533	0.238		D1	237.85	-90.96—628.63	69.767	0.119
MA	Habitat Intercept	8.50	-0.14—16.16	18000	0.044*	P	D4	-29.05	-265.74—182.54	25.533	0.840
	A	4.64	-0.44—9.89	17177	0.079		D2	192.94	-2.88—398.38	38.722	0.043*
	P	1.67	-4.35—7.04	7985	0.495		D3	15.02	-350.04—370.55	19.333	0.916
	Diets Intercept	10.76	2.9—17.2	15559	0.027*		D1	293.10	-47.05—671.76	58.347	0.071
	D2	-4.76	-11.63—1.76	10086	0.157						
	D3	-3.27	-17.28—9.74	14748	0.561						
	D1	0.43	-3.93—4.8	16691	0.828						
	D4	-7.39	-18.01—2.76	18000	0.150						

注：“.”表示 $P_{\text{mcmc}} < 0.1$ ，“*”表示 $P_{\text{mcmc}} < 0.05$ ，“**”表示 $P_{\text{mcmc}} < 0.01$ ，“***”表示 $P_{\text{mcmc}} < 0.001$ ；Post.mean. 后验均值；95%CI. 95%置信区间；ESS. 有效样本量。DF. 背鳍条数；AF. 臀鳍条数；PD. 背鳍后骨板数；PA. 臀鳍后骨板数；MS. 雌性最大潜在体长；GR. 鳃耙；ES. 卵径；FA. 雌性初次性成熟年龄；MA. 雄性初次性成熟年龄；SI. 产卵间隔时间；F. 淡水定居型；A. 河海洄游型；P. 半咸水洄游型；D1. 鱼食性；D2. 昆虫幼体食性；D3. 滤食性；D4. 杂食性；D5. 底栖动物和小鱼食性

Note: “.” means $P_{\text{mcmc}} < 0.1$, “*” means $P_{\text{mcmc}} < 0.05$, “**” means $P_{\text{mcmc}} < 0.01$, “***” means $P_{\text{mcmc}} < 0.001$; Post.mean. posterior means; 95%CI. 95% credibility interval; ESS. effective sample size. DF. dorsal fin rays; AF. anal fin rays; PD. posterior dorsal fin scutes; PA. posterior anal fin scutes; MS. maximum female body size; GR. gill rakers; ES. egg size; FA. female first maturity age; MA. male first maturity age; SI. spawning interval; F. potamodromous; A. anadromous; P. brackish; D1. fish diet; D2. insect larva diet; D3. filtering diet; D4. omnivorous; D5. benthic and small fish diet