

石斑鱼类的分子系统学研究进展

王颖汇, 尹雄*, 王 军, 庄 轩, 苏永全

(厦门大学海洋与环境学院, 福建 厦门 361005)

摘要: 石斑鱼类是世界上最重要的海洋经济鱼类之一, 其种类繁多, 大部分营定居性生活. 由于种间缺乏明显的外部形态区别特征, 石斑鱼的分类一直是鱼类系统分类学中的一个难题, 存在着很多争议和混淆. 通过 DNA 序列分析在分子水平重建物种的系统进化关系是当前系统学研究的一个新热点, 是传统系统学研究的重要补充和佐证. 本文简要综述了石斑鱼类传统分类研究状况、存在问题及当前石斑鱼类的分子系统学研究进展, 并对石斑鱼类的系统学研究发展作了展望.

关键词: 石斑鱼类; 分子系统学; 研究进展

中图分类号: Q 54

文献标识码: A

文章编号: 0438-0479(2006) S2-0132-04

1 石斑鱼类的概况

石斑鱼类 (groupers) 为暖水性中下层鱼类, 其种类繁多, 广泛分布于热带及亚热带大陆沿岸及岛礁海域, 是世界上最重要的海洋经济鱼类之一. 大部分种类栖息在深度小于 100 m 的岩礁底质海区, 少数种类出现在沙质或淤泥质海区. 石斑鱼一般不集群, 在同一片暗礁可以生活数年不迁移.

石斑鱼性情凶猛, 是珊瑚礁生态系统的主要掠食者, 以肉食为主, 通过突袭方式捕食底栖甲壳类、各种小型鱼类和头足类, 一般为夜行性, 白天则隐藏于岩穴内. 石斑鱼个别种类如波纹石斑鱼 (*Epinephelus undulosus*), 有着发达的鳃耙, 也可以滤食浮游生物^[1]. 石斑鱼类体色鲜艳多变, 泳姿优雅, 不仅可作为观赏鱼类, 而且其肌肉营养丰富、肉质细嫩, 味道鲜美, 一向是餐桌中的上等佳肴.

石斑鱼的适应范围很广, 可生活在盐度 11~41 的范围内, 最适水温为 22~30℃. 虽然石斑鱼对环境适应力较强, 但其生殖方式则较为特殊, 其个体发育中普遍存在“先雌后雄”的性逆转过程, 雄性亲鱼均高龄化且极难捕捞, 缺少雄性亲鱼是目前石斑鱼类人工繁殖的最大障碍之一.

2 石斑鱼类的传统分类

骨骼系统、幼体发育过程及其他形体特征一直是石斑鱼类传统分类的主要依据. 但大多数石斑鱼类由于生存环境及生态习性相近, 长期的演化使其在骨骼及幼体特征上呈现较高的趋同性; 而在不同的成长阶段、不同的生活环境及不同的应激状态下, 其外部形体的主要特征如体色、斑纹等都会有一定变化; 某些种类如花点石斑鱼 (*E. maculatus*) 其幼鱼与成鱼之间也有显著差别; 此外, 还存在着自然生境的改变 (从野生到人工养殖) 及可能存在种间杂交等因素. 上述种种原因, 都对石斑鱼的系统分类造成极大的困扰. 因此, 石斑鱼的分类一直是鱼类系统分类学中的一个难题.

Heemstra 等 (1993) 将石斑鱼类定为一个独立的亚科——石斑鱼亚科 (Epinephelinae), 由 15 个属 159 种组成^[1]. 而 Nelson (2006) 则根据 Balwin, Johnson, Kendall 等在幼体及成体特征的研究结果, 在其最新版的“FISH OF THE WORLD”中将原为亚科的 Niphonini, Dipproini, Lipproini 及 Grammistini 归入石斑鱼亚科, 与石斑鱼类 *Epinephelini* 共同组成石斑鱼亚科中的 5 个族 (tribe)^[2].

目前石斑鱼类 15 个属的划分是在 Heemstra 等 (1993) 对鼻鲈属 (*Mycterperca*)、鳾鲈属 (*Triso*) 和鳞鲈属 (*Dematolepis*) 重新定义的基础上确定的^[1]. Heemstra 等以臀鳍鳍条数, 尾鳍形状及背鳍位置为主要分类依据, 将原有的鳾鲈属 (三棱鲈属) 5 个种类 (*Trisotropis*) 中的 *T. aguaji* (Poey, 1867)、*T. chlorostomus* (Poey, 1867)、*T. microlepis* (Goode & Bean, 1879)、*T. reticulatus* (Gill, 1865) 归入鼻鲈属 (*Mycterperca*); 重新命名为 *Mycterperca bonaci*, *M. interstitialis*, *M. microlepis*, *M. tigris* 而 *Trisotropis demopterus* (Tenninck & Schlegel, 1842) 因其

收稿日期: 2006-11-20

基金项目: 国家自然科学基金 (40306023), 厦门市科技项目 (3502Z20032009) 资助

作者简介: 王颖汇 (1982-), 女, 硕士研究生.

* 通讯作者: sxding@xmu.edu.cn

体被栉鳞, 体长约为头长的 3.0~3.4 倍的独有特征独立为鸢鲙属, 重新命名为 *Triso demoptenus* 此外, *Heemstra* 等以其体形及鳍条数特征, 将原为石斑鱼属的 *E. dematolepis* (Boulenger 1895) 以及鲈属的 *Serranus inermis* (Valenciennes 1833)、*S. striolatus* (Puffin 1867) 等 3 个种类归为 1 个新属——鳞鲈属 *Dematolepis*

成庆泰等 (1987) 所著《中国鱼类系统检索》中记录了中国海域的石斑鱼类共 10 个属 54 种, 宽额鲈独立列为 1 属 (*Pranicrops*), 而鸳鸯鲈属、鳞鲈属、纹鲈属、鼻鲈属、副花鲈属、贫鲈属等属在中国近海没有分布^[3]。

石斑鱼类不仅在亚科间的分类存在争议, 属种之间的分类更是争议不断。如上文所提及的, 对于宽额鲈在石斑鱼类中的分类地位, 国内外存在明显分歧。Smith (1971) 则根据骨骼发育特征将宽额鲈属 (包括 *P. itajara* 和 *P. lanceolatus*) 作为 1 个亚属归入石斑鱼属^[5]。而我国学者成庆泰等 (1987)^[3] 及孟庆闻等 (1995)^[4] 依据宽额鲈侧线管有分枝以及宽大的眼间隔特征将宽额鲈独立列为 1 属。Heemstra 等 (1993) 以点带石斑鱼和斜带石斑鱼的大型成鱼前侧线管都具有分枝为据, 进一步确认宽额鲈属与石斑鱼属鱼类具有极近的亲缘关系, 并将该属的这 2 个种正式命名为 *E. itajara* 和 *E. lanceolatus*^[1]。

九棘鲈属的分类地位学术界也曾有过争议。Smith (1981) 曾将九棘鲈属作为 1 个亚属归入石斑鱼属^[6]。Leis (1986) 的研究表明, 根据幼体发育不同时期腹鳍黑色素细胞的数目及位置的变动可以明确区分九棘鲈属和石斑鱼属^[7]。Heemstra et al (1993) 应用放射自显影技术观察到九棘鲈属 21 个种类均有 3~6 条背鳍支鳍骨由 3 节组成, 而石斑鱼属 48 个种类的所有背鳍支鳍骨均只由 2 节组成^[1]。Bakwin et al (1993) 提出 3 节支鳍骨可能是鲈科鱼类的一个祖征, 而在进化过程中某些类群的支鳍骨愈合为 2 节^[8]。

在石斑鱼属内也存在许多分类上的争议和混淆。如云纹石斑鱼 (*E. moara*) 与褐石斑鱼 (*E. bruneus*), Heemstra 等 (1993) 所著的《Groupers of the world》认为它们是同一物种的同种异名^[1], 我国学者成庆泰等所著《中国鱼类系统检索》中则根据侧线有孔鳞的数目及前鳃盖骨隅角形态差异, 认为褐石斑鱼和云纹石斑鱼是 2 个物种^[3]。本实验室通过比较这 2 种石斑鱼的骨骼系统, 根据它们鳃盖骨和鳃耙上存在的明显差异, 也倾向于认为褐石斑鱼和云纹石斑鱼是 2 个物种的观点 (未发表资料)。点带石斑鱼与斜带石斑鱼在分类上也一直存在混淆。由于它们外形相似且分布范围也基本一致, Morgans (1966, 1982), Kyushin et al

(1977, 1982), Sainsbury et al (1985) 都曾将斜带石斑鱼误定为点带石斑鱼^[1], 《中国鱼类系统检索》也仅有点带石斑鱼的记载。Heemstra et al (1993) 根据幽门盲囊数的明显差异已明确将点带石斑鱼与斜带石斑鱼定为 2 个种^[1]。但直至目前, 2 种石斑鱼的鉴定在养殖业中仍未被重视, 中国大陆和台湾地区常将两者混养, 并通称为“青斑”。此外, 双棘石斑鱼 (*E. diacanthus*) 也容易与个别种类混淆, Burgess et al (1988), Shen (1984) 都曾将拟青石斑 (*E. fasciatomaculos*) 误定为双棘石斑鱼; 而 Katayama (1988), Chan (1968), Fournanier (1965) 也曾将南海石斑鱼 (*E. stictus*) 错认为双棘石斑鱼^[1]。

3 分子水平的石斑鱼类系统学研究进展

分子系统学 (molecular systematics or molecular phylogeny) 是通过检测生物大分子包含的遗传信息, 定量描述、分析这些信息在分类系统发育和进化上的意义, 从而在分子水平上解释生物的多样性、系统发育及进化规律的一门学科。它以分子生物学、系统学、遗传学、分类学和进化论为理论基础, 以分子生物学、生物化学和仪器分析技术的最新发展为研究手段, 是一门交叉性很强的学科^[9]。分子系统学的发展使得系统发育和进化的研究进入到在分子水平上对演化机制的本质进行探讨的阶段。

Craig 等在 2001 年率先开展了石斑鱼类的分子系统学研究, 通过对线粒体 DNA 16S rDNA 序列的分析首次较系统地研究了南北美洲沿岸 42 种石斑鱼的系统进化关系^[10]。其研究表明: 九棘鲈属与鼻鲈属为单系起源; 而石斑鱼属、九棘鲈属、鼻鲈属则是 1 个并系类群; 此外, 鸳鸯鲈属、鳞鲈属与光腭鲈属都与石斑鱼属亲缘关系极近, 但这 3 属的地位还有待进一步的研究。研究结果还表明, Smith (1971) 所认为石斑鱼为单系起源及划分亚属的建议缺乏证据支持。由于 16S rDNA 在线粒体基因中进化速度较慢, 保守性较强, Craig 等通过邻接法 (NJ) 和最大简约法 (MP) 分别构建的系统树, 其属内的分支拓扑结构并不完全一致, 且部分分支的置信度较低; Craig 认为选取进化速度较快的基因可能会更好地解决属内分支问题。而后 Craig (2004) 又通过多个序列 (12S rDNA, 16S rDNA, Cyt b 和 Tm6-4c4) 分析了鸳鸯鲈属、鳞鲈属与石斑鱼属的亲缘关系^[11]。多序列的分析结果同样表明鳞鲈属与鸳鸯鲈属的亲缘关系要更近于与石斑鱼属的亲缘关系, 与 Craig 在 2001 年的研究结果一致。研究还证实

了巴拿马陆峡是美洲两岸石斑鱼种间距离较远的主要原因, 如对鳞鲷属种类来说, 采自美洲东岸的 *D. inermis* 与印度洋的 *D. Striolata* 的亲缘关系要近于采自美洲西岸的 *D. dematolepis*

Hewerden 等 (2002) 利用核基因 ETS2 序列不仅证实了大堡礁 4 种常见的鳃棘鲈属鱼类的单系起源, 并认为在 *Plectropomus leopardus* 和 *P. maculatus* 及 *P. laevis* 和 *P. maculatus* 之间可能存在杂交现象^[12]. Herwerden 等进一步指出, 如果生物学习性相近并处于同样的捕捞压力下, 亲缘关系相近的石斑鱼类种间同样可能存在杂交现象.

Maggio (2005) 等通过对东大西洋 6 个石斑鱼属种类和 2 个鼻鲈属种类的 16S rDNA 和 Cyt b 基因的序列分析, 证实了石斑鱼属和鼻鲈属有较近的亲缘关系, 并依据分子钟估计了石斑鱼属和鼻鲈属的属间分歧时间约在 20~24 百万年前^[13]. 此外, Maggio 通过结合 Craig 等的石斑鱼 16S rDNA 基因序列数据进一步分析, 推测石斑鱼属可能是多系起源, 并指出基于现有的形态学特征的分类无法有效地判断石斑鱼亚科的系统进化关系.

在国内, 丁少雄、庄轩等 (2005) 采集中国近海包括部分印度洋海域的 30 余种石斑鱼, 通过 PCR 扩增得到 16S rDNA^[14] 和 Cyt b 序列^[15], 进一步补充了石斑鱼类的 DNA 序列数据, 探讨了中国近海石斑鱼亚科属间的进化地位, 并结合之前学者所作的工作, 对全球石斑鱼属的分子系统演化关系进行了进一步的推测, 发现石斑鱼属内存在 2 个平行进化的姐妹分支, 但其分支内的种类组成与地理分布无关, 即证实了区域性石斑鱼属的非单系起源. 此外, 在分子水平上也证实宽额鲈属可以归入石斑鱼属; 而驼背鲈与石斑鱼属也有很近的亲缘关系, 甚至可能是石斑鱼属内的特化类群.

除了序列分析技术, Govindaraju 等 (2004) 通过 RAPD 方式分析了印度沿岸 7 种石斑鱼的亲缘关系^[16]. 所选 4 对随机引物都具有特异性条带, 根据统计分析其中巨石斑鱼 (*E. tauvina*) 与斜带石斑鱼、布氏石斑鱼 (*E. bleekeri*) 和网纹石斑鱼 (*E. chlorostigma*) 的遗传差异性最小, 但仍高于种群之间的差异度; 并特别指出双棘石斑鱼 (*E. diacanthus*) 明显区别于其余 6 种石斑鱼.

4 展 望

随着 PCR 技术的普及和核苷酸测序技术的发展, 分子系统学研究以其快速稳定、易于操作而日益倍受关注. 由于不同基因或 DNA 片段的进化速率存在较大的差异, 我们可以通过这些基因或 DNA 片段来研究几

乎所有水平上的有机体间的进化关系. 但基于序列分析构建分子系统树仍不可避免的存在一些局限或缺点: (1) 序列对准的过程. 这是系统进化分析的基础也是最为关键问题. (2) 多重替换, 掩盖系统发育信息, 造成位点性状状态的错误处理和遗传距离的低估. (3) 共享祖先序列的多态性问题. 当不同的序列差异起源与共同祖先存在的多态性变异时, 对遗传距离的高估. (4) 协同进化问题, 阶层同源, 难以区分. (5) 序列进化速度虽然相对恒定, 但是也存在不同. 以分子钟假说, 估计有机体主要类群的分歧时间与真实时间不符. (6) 样本的大小数量对各种算法的影响. 因此, 通过分子数据进行系统学的研究和进化树的重建必须建立在传统系统学研究的基础上, 作为传统系统分类和进化研究的重要佐证以及补充, 两者相结合才能更好地解决物种的系统发生关系问题^[13].

目前, 石斑鱼分子系统学研究使用的序列数据仍较少, 在系统发育研究中, 线粒体基因组还存在多种进化速率不同的基因. 此外, 除了线粒体序列, 核糖体 RNA、核蛋白编码基因尤其是单拷贝的核基因, 同样是进行系统进化分析的很好选择^[17]. 已有一些学者采用了相关的序列对陆生动物、植物、微生物等进行了测定, 并成功的分析了其不同阶元的系统发育^[18-20]. 同样的, 通过对越多不同的基因序列进行分析, 石斑鱼类系统关系的研究就将越完善, 重建的系统树就越能接近真实的物种发育树.

参考文献:

- [1] Heenstra P C, Randall J E. Groupers of the World [M]. Rome: FAO Species Catalogue, 1993.
- [2] Nelson J S. Fishes of the World [M]. 4th ed. New York: John Wiley & Sons Inc, 2006.
- [3] 成庆泰, 郑葆珊. 中国鱼类系统检索 (上册) [M]. 北京: 科学出版社, 1987.
- [4] 孟庆闻, 苏锦祥, 缪学祖. 鱼类分类学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [5] Smith C L. A revision of the American groupers *Epinephelus* and allied genera [J]. Bull Am Mus Nat Hist, 1971, 146: 67-241.
- [6] Smith C L. FAO species identification sheets for fisheries purposes, Eastern Central Atlantic fishing area 34, 47 (in Part) [M]//Fischer W, et al. eds. Family Serranidae. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1981.
- [7] Leis JM. Larval development in four species of Indo-Pacific coral trout *Plectropomus* (Pisces, Serranidae, Epinephelinae) with an analysis of the relationships of the genus [J]. Bull Mar Sci, 1986, 38: 525-552.

- [8] Baldwin C C, Johnson G D. Phylogeny of the epinephelinae (Teleostei Serranidae) [J]. Bull Mar Sci 1993, 52: 240–283
- [9] 徐宏发, 王静波. 分子系统学研究进展 [J]. 生物学杂志, 2001, 20(3): 41–46
- [10] Craig M T, Pondella D J, Franck J P C, et al. On the status of the serranid fish genus *Epinephelus*: evidence for paraphyly based upon 16S rDNA sequence [J]. Mol Phylogenet 2001, 19: 121–130
- [11] Craig M T, Hastings P A, Pondella D J. Speciation in the central American seaway: the importance of taxon sampling in the identification of trans-isthmian geminate pairs [J]. Journal of Biogeography, 2004, 31: 1085–1091
- [12] Hwerden L V, Davies C R, Choat J H. Phylogenetic and evolutionary perspectives of the Indo-Pacific grouper *Plectropomus* species on the Great Barrier Reef Australia [J]. Journal of Fish Biology, 2002, 60: 1591–1596
- [13] Maggio T, Andaloro F, Hemida F. A molecular analysis of some eastern Atlantic grouper from the *Epinephelus* and *Mycteroperca* genus [J]. J Exp Mar Biol Ecol 2005, 321(1): 83–92
- [14] 丁少雄, 王颖汇, 王军, 等. 基于 16S rDNA 部分序列探讨中国近海 30 种石斑鱼类的分子系统进化关系 [J]. 动物学报, 2006, 52(3): 504–513
- [15] 庄轩, 丁少雄, 郭峰, 等. 基于细胞色素 b 基因片段序列研究中国近海石斑鱼类系统进化关系 [J]. 中国科学 C 辑, 2006, 36(1): 27–34
- [16] Govindaraju G S, Jayasankar P. Taxonomic relationship among seven species of groupers (Genus *Epinephelus* Family Serranidae) as revealed by RAPD fingerprinting [J]. Marine Biotechnology, 2004, 6: 229–237
- [17] Streelman J T, Karl S A. Reconstructing labroid evolution with single-copy nuclear DNA [J]. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 1997, 264: 1011–1020
- [18] Christine C, Xavier B, Sophie S. Gene structure and molecular phylogeny of the linker chains from the giant annelid hexagonal bilayer hemoglobins [J]. Journal of Molecular Evolution, 2006, 63: 365–374
- [19] Mole B J, Udovicic F, Ladiges P Y, et al. Molecular phylogeny of *Phebalium* (Rutaceae Bonnieae) and related genera based on the rDNA regions ITS 1+ 2 [J]. Plant Systematics and Evolution, 2004, 249: 197–212
- [20] Masato S, Akiko O, Takashi M. Molecular phylogeny of onygenalean fungi based on small subunit ribosomal DNA (SSU rDNA) sequences [J]. Mycoscience, 1999, 40: 251–258

A Review on Molecular Phylogenetic Studies of Groupers

WANG Ying-hui, DING Shao-xiong*, WANG Jun, ZHUANG Xuan, SU Yong-quan

(College of Oceanography and Environmental Science, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

Abstract The groupers mainly occur on coral reefs, a few in estuaries and on rocky reefs. Although groupers are of considerable economic value, the overwhelming number of the species, their global distribution, and the lack of morphological specializations have led to much confusion in their phylogenetic relationships and species identification. With the rapid advance of molecular techniques in recent years, molecular genealogy has been widely applied to the studies of taxonomy and phylogenetic evolution in fish. In this paper, we review the studies of traditional taxonomy in Epinephelinae, the existing problems and the progress of molecular phylogeny study in Epinephelinae. In addition, the prospects of the systematics study in Epinephelinae were also discussed.

Key words groupers; molecular phylogeny; progress