

裂腹鱼类系统进化及高原适应性研究进展*

马宝珊¹, 魏开金¹, 赵天一^{1,2}, 裴福成², 霍斌^{2**}

(1: 中国水产科学研究院长江水产研究所, 武汉 430223)

(2: 华中农业大学水产学院, 武汉 430070)

摘要: 裂腹鱼类是分布于青藏高原及其周边地区的一群鲤科鱼类, 随着青藏高原的隆升由原始的鲃亚科鱼类逐渐演化为适应于寒冷、高海拔和急流等恶劣环境的一个自然类群, 其共同特征是肛门和臀鳍基部两侧各有一列特化的鳞片(臀鳞), 具有生长缓慢、性成熟晚、寿命较长、繁殖力低等生活史特征。裂腹鱼类是四倍体起源, 多倍体化事件在其进化过程中发挥了重要的作用。裂腹鱼类特殊的地理分布、形态特征、遗传结构和生活史对策使其成为研究多倍体鱼类和高原适应机制的重要材料, 并受到科学家们的广泛关注。本文综合分类学、系统发育与生物地理学、遗传学和生物学等领域, 重点从考古学和系统学等多角度对裂腹鱼类的起源与进化进行论述, 基于转录组学阐述裂腹鱼类高原适应的分子机制, 较为全面地总结了高原多倍体鱼类的系统进化及极端环境适应。

关键词: 青藏高原; 裂腹鱼类; 生物地理学; 系统进化; 高原适应性

Research progress on the systematic evolution and plateau adaptation of schizothoracine fishes*

Ma Baoshan¹, Wei Kaijin¹, Zhao Tianyi^{1,2}, Pei Fucheng² & Huo Bin^{2**}

(1: Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, P.R.China)

(2: College of Fisheries, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, P.R.China)

Abstract: Schizothoracine fishes are distributed in the Qinghai-Tibet Plateau and its surrounding areas. With the uplift of Qinghai-Tibet Plateau, the primitive Barbinae fishes gradually evolved into schizothoracine fishes, adapting to severe environment such as cold, high altitude and fast flow. Schizothoracine fishes share the morphological trait that specialized scales (anal scales) distribute on each side of the anal and anal fin bases. Schizothoracine fishes characterize with slow growth, late sexual maturity, long life-span and low fecundity. Schizothoracine fishes originate from tetraploid organism, and polyploidy events are the key factors driving their evolution. The special geographical distribution, morphological characteristics, genetic structure and life-history strategy of schizothoracine fishes have made them important materials for the study of polyploid and plateau adaptation mechanism, and have received extensive attentions from scientists. Combining with taxonomy, phylogeny and biogeography, genetics and biology, this paper focused on interpreting the systematic evolution of schizothoracine fishes from the perspective of modern archaeology and molecular biology, revealing the molecular mechanism of plateau adaptation in schizothoracine fishes from the transcriptome study. The aim of this study is to provide reference for the systematic evolution of polyploid fishes and the mechanism of extreme environmental adaptation in plateau.

Keywords: Qinghai-Tibet Plateau; schizothoracine fishes; biogeography; systematic evolution; plateau adaptation

青藏高原被誉为“世界屋脊”“地球第三极”“亚洲水塔”, 是珍稀野生动物的天然栖息地和高原物种基因库, 是全球重点生态区, 也是研究生物与环境适应的天然试验场。高原气候独特, 太阳辐射较强、全年气温较低、昼夜温差较大、多风雪少雨、降水量不均衡等, 对鱼类外部形态、遗传结构、生物学特性、生理结构及

* 2022-07-04 收稿; 2022-10-17 收修改稿。

农业农村部财政专项“黄河渔业资源与环境调查”和国家自然科学基金项目(51809280, 31600367)联合资助。

** 通信作者; E-mail: huobin@mail.hzau.edu.cn。

其代谢功能影响深远^[1]。青藏高原鱼类区系组成单一,以中亚山区高寒冷水性鱼类占优势,主要有鲤形目(Cypriniformes)鲤科(Cyprinidae)的裂腹鱼亚科(Schizothoracinae)、鲃科(Cobitidae)的条鲃亚科(Nemacheilinae)和鲇形目(Siluriformes)的鲃科(Sisoridae) 3 大类群^[2],其中以裂腹鱼亚科鱼类(Schizothoracine fishes,以下简称裂腹鱼类)和高原鳅属(*Triplophysa*)鱼类为优势类群。随着青藏高原的隆升,原始的鲃亚科鱼类逐渐演化为适应于寒冷、高海拔和急流等恶劣环境的裂腹鱼类,其共同特征是肛门和臀鳍基部两侧各有一列特化的鳞片(臀鳞)。裂腹鱼类在长期的适应过程中,形成体鳞、下咽齿和须等不同程度退化的形态结构以及冬季集群蜇居的生活习性。由于裂腹鱼类特殊的地理分布、演化历史及生活史对策,使其在鲤科鱼类系统发育与进化、地质变迁和极端环境适应机制等领域具有重要的研究价值,且受到广泛关注^[3-4]。近年来,现代考古学和分子生物学技术的飞速发展对裂腹鱼类的系统进化提出了新的见解,转录组学和全基因组学等技术进一步揭示了裂腹鱼类高原适应相关的分子机制。此外,参考树木年代学探究全球气候变化对其生活史特征的影响也逐渐成为该区域的研究热点。

本文从裂腹鱼类的分类学、系统发育与生物地理学、遗传学和生物学等方面,主要论述了裂腹鱼类的起源与演化、系统发育、核型、酶谱特征和生活史特征,探讨了气候变化对其生物学适应的影响以及高原适应相关基因的表达,以期对裂腹鱼类系统进化及极端环境适应机制研究提供参考依据。

1 裂腹鱼类概况

1.1 裂腹鱼类分类

笔者经过查阅和整理相关文献(附表 I),查明本亚科共有 12 属约 122 种及亚种(表 1)。我国产 11 属约 99 种及亚种,包括裂腹鱼属、扁吻鱼属、重唇鱼属、叶须鱼属、裸重唇鱼属、裸鲤属、尖裸鲤属、裸裂尻鱼属、高原鱼属、黄河鱼属和扁咽齿鱼属。其中裂腹鱼属种类数最多,占一半以上,其次为裸鲤属和裸裂尻鱼属,而扁吻鱼属、重唇鱼属、尖裸鲤属、高原鱼属、黄河鱼属和扁咽齿鱼属为单型属^[2]。

表 1 青藏高原裂腹鱼类种数(种和亚种数)与其他地区比较

Tab.1 Species and subspecies numbers of schizothoracine fishes of Qinghai-Tibet Plateau and other regions

属	西藏	青海	甘肃	四川	云南	新疆	青藏高原(中国)	中国	全世界
裂腹鱼属 <i>Schizothorax</i>	15	0	3	15	27	8	48	52	72
裂鲤属 <i>Schizocypris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3
扁吻鱼属 <i>Aspiorhynchus</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1
重唇鱼属 <i>Diptychus</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1
叶须鱼属 <i>Ptychobarbus</i>	3	0	0	2	1	0	5	5	5
裸重唇鱼属 <i>Gymnodiptychus</i>	0	0	2	1	1	1	4	4	4
裸鲤属 <i>Gymnocypris</i>	10	4	2	3	1	0	17	17	17
尖裸鲤属 <i>Oxygymnocypris</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	1
裸裂尻鱼属 <i>Schizopygopsis</i>	10	3	2	5	0	1	15	15	15
高原鱼属 <i>Herzensteinia</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	1
黄河鱼属 <i>Chuanchia</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	1
扁咽齿鱼属 <i>Platypharodon</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	1
总计	41	9	11	28	30	12	95	99	122

1.2 裂腹鱼类分布

青藏高原总面积为 308.34 万 km²,北自西昆仑山—祁连山脉北麓,南抵喜马拉雅山等山脉南麓,西起兴都库什山脉和帕米尔高原西缘,东抵横断山等山脉东缘。青藏高原地处中国、印度、巴基斯坦、塔吉克斯坦、阿富汗、尼泊尔、不丹、缅甸、吉尔吉斯斯坦 9 个国家,中国境内位于西藏、青海、甘肃、四川、云南和新疆 6 省区,约占高原总面积的 83.7%,平均海拔约 4400 m^[5]。

中国是裂腹鱼类的集中分布区,主要分布于西藏、新疆、青海、甘肃、陕西、四川、云南、贵州、湖北、湖南等省份的各大高原和山区水体中,其中青藏高原是裂腹鱼类分布最为集中的地区^[6](表 1)。主要分布水系

包括雅鲁藏布江、伊洛瓦底江、怒江、澜沧江、印度河上游、黄河、长江、元江、珠江及其附属水体^[2, 6]。分布区气候较为寒冷, 水体冰凉, 饵料生物种类较少, 生物量较低, 该水域生态系统的结构简单、脆弱, 系统稳定性较差。裂腹鱼类适应于高原地区水体的生活环境, 一般栖息于江河的上游, 很少下降到海拔较低的中下游; 个别在下游有分布的种类, 也多局限在其支流的上源生活^[2]。

2 系统进化

2.1 起源与演化

2.1.1 单起源论 研究表明, 裂腹鱼类起源于类鲃亚科鱼类^[6-9]。青藏高原古近纪时期的鱼类群落与现今有显著差别, 主要包含鲈形目和鲤形目的种类, 鲤形目主要为广布的类鲃鱼类。而在从古近纪到新近纪的某个特定时间段内, 应该存在一个从类鲃鱼类到裂腹鱼类的显著变化^[10]。在藏北尼玛盆地晚渐新世地层中发现的张氏春霖鱼 (*Tchunglinius tchangii*), 其体型较小, 与现生南亚和非洲小型鲃亚科鱼类 (如小鲃属 *Puntius*) 等亲缘关系较近。渐新世时期青藏高原隆升的幅度还不高, 因此春霖鱼等热带—亚热带低地型鱼类在该地区生活^[11]。随后, 重要转折出现于渐新世/中新世之交, 在青藏高原中部伦坡拉盆地丁青组中发现了早期裂腹鱼——大头近裂腹鱼 (*Plesioschizothorax macrocephalus*), 为具有 3 列咽喉齿的原始等级裂腹鱼, 其时代为早中新世。该地点目前的海拔约 4500 m, 属于现生高度特化等级裂腹鱼类的分布范围, 由此说明青藏高原自中新世以来出现了强烈隆升^[7]。此外, 在青藏高原西南部札达盆地和东北部昆仑山口的上新世地层中均发现了具有下咽齿 2 或 1 行的高度特化裂腹鱼类的化石, 推测高度特化类群是于上新世青藏高原隆升至现代高度和整体规模后才出现的^[12-14]。

曹文宣等^[15]论证了裂腹鱼类整个亚科的演化方向, 主要体现为体鳞、下咽齿和须等不同程度的退化, 而该性状变化与高原 3 次急剧抬升的自然环境改变紧密相关, 并依此将裂腹鱼类划分为 3 个特化等级: 原始等级全身被覆细鳞, 下咽齿 3 行和触须 2 对; 特化等级胸、腹鳞片退化, 下咽齿 2 行和触须 1 对; 高度特化等级全裸无鳞, 无触须, 下咽齿 2 或 1 行。裂腹鱼类原始等级主要分布于高原边缘, 特化等级和高度特化等级则基本分布于高原腹地^[12-13, 15]。3 个特化等级的演化是其性状的纵向变化, 其主干属经历了从原始的裂腹鱼属到特化的重唇鱼属, 再到高度特化的裸鲤属和裸裂尻鱼属的过程。在同一等级内属的分化是其性状的横向变化—主要因食性不同而产生摄食消化器官的相应变化, 也是特化的过程^[4, 15-16]。

2.1.2 多起源论 近年来, 也有学者报道青藏高原多倍体裂腹鱼类存在多起源进化关系, 包含两个独立起源的类群, 即“形态特化演化支”和“形态原始演化支”, 这两个演化支相互独立地迁移到青藏高原并适应了高海拔环境^[17]。但两个演化支迁移到青藏高原的时间目前尚存在一些争议^[17-19]。Li 等^[17]指出“形态特化演化支”由始新世迁移到青藏高原, “形态原始演化支”于中新世晚期迁移到青藏高原, 中新世晚期至上新世各演化支的快速物种形成事件与青藏高原地质运动加速的时间相对应。Yonezawa 等^[18]报道在形态特化演化支中, 正选择主要发生在古新世晚期至渐新世早期, 其迁移似乎也发生在始新世早期, 这一时间与青藏高原的剧烈隆升相一致; 在形态原始演化支中, 正选择主要发生在中新世晚期以后, 该谱系被认为是最近才迁移到青藏高原的。上述两位学者的结论较为接近, 一致认为“形态特化演化支”的迁移时间早于“形态原始演化支”。此外, 王绪帧等^[19]认为两个演化支的物种起源时间可能都发生在中新世早期。在系统位置上“形态特化演化支”和鲃 (*Barbus barbus*)、舟齿鱼属 (*Scaphiodonichthys*) 关系紧密, 而“形态原始演化支”中裂腹鱼属与鲈鲤属 (*Percocypris*) 关系紧密^[19]。

不管从考古依据、形态演化以及分子系统发育各个角度, 目前都倾向于支持单起源论; 而上述基于分子生物学方法的多起源演化说, 还有待考古学和形态学的综合论证。

2.2 系统发育

2.2.1 形态进化 早期, 学者们主要通过外部形态和骨骼系统来构建裂腹鱼类的系统发育关系。《青藏高原鱼类》^[6]中对裂腹鱼类的外部形态和骨骼系统的 25 项征状进行了属间和种间的差异分析, 表明本亚科各属具有大量的祖征和离征, 并以此构建系统发育树, 得出的 3 个类群及其属间的系统发育关系与曹文宣等^[15]描述的演化系统基本一致。Chen 等^[20]以裂腹鱼属为外类群, 利用外部形态和骨骼系统的 41 项征状重建特化等级 3 个属的系统发育关系, 结果表明特化等级 3 属 9 个种及亚种形成一个单系群; 裸重唇鱼属 3 个种形

成一个单系群;叶须鱼属和裸重唇鱼属的关系较近,而重唇鱼属是他们的姐妹群;但叶须鱼属 5 个种及亚种并不是一个单系群。该结果与武云飞和吴翠珍^[6]在《青藏高原鱼类》中的结论基本一致。

2.2.2 分子进化 与化石推断年代相似,分子钟也可用于推算裂腹鱼类的分化时间。裂腹鱼类的共同祖先生活于 32.7 Ma,与青藏高原抬升的第一阶段时间相吻合^[21]。特化等级类群的分化可能发生在中新世(约 10 Ma),该等级 3 个属的分化则主要发生在中新世晚期(约 8 Ma),它们的特化主要发生在上新世晚期和更新世(3.54—0.42 Ma)^[22]。高度特化等级裸裂尻鱼属和裸鲤属的分化与青藏高原抬升的构造时间紧密联系:裸裂尻鱼属以长江中游的物种分化最早(约 4.5 Ma),其次为印度河(约 3.0 Ma)、湄公河(约 2.8 Ma)和雅鲁藏布+萨尔温江(约 2.5 Ma),长江上游、黄河下游和柴达木盆地的物种分化最晚(1.8—0.3 Ma)^[23];不同地区裸鲤属的遗传结构存在显著差异,祁连山种群在青藏高原第三次抬升时期(约 0.14 Ma)与其他种群分离,青海湖种群和西藏种群在更新世晚期至全新世(约 0.03 Ma)分离^[24]。

学者们通过线粒体基因或基因组来研究裂腹鱼类的分子系统发育和进化关系,结果表明该亚科为一个单系群,原始类群与特化类群+高度特化类群为姐妹群^[25-26]。He 等^[22,27]报道了特化等级和高度特化等级裂腹鱼类都不是一个单系群,裸重唇鱼属、裸鲤属和裸裂尻鱼属都不是一个单系群,而叶须鱼属的 5 个种和亚种构成了一个单系群;全裸裸重唇鱼(*Gymnodiptychus integrigymnatus*)可能是特化类群向高度特化类群演化的过渡类型。Duan 等^[28]构建了青海湖和黄河流域裂腹鱼类系统发育树,结果表明青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii przewalskii*)与其甘子河亚种(*Gymnocypris przewalskii ganzihonensis*)在 mtDNA 水平没有形成分化,不支持青海湖裸鲤为多型种;柴达木盆地格尔木河的花斑裸鲤(*Gymnocypris eckloni eckloni*)形成单系群,地理隔离使其基因交流长期被阻断,与黄河花斑裸鲤产生显著的遗传差异。

裂腹鱼类某些属(亚属)的分类特征主要依据摄食消化器官的不同,比如口位、下颌角质和咽齿,这些结构具有很强的环境适应性。有学者认为该结构在一些类群中不具有系统发育意义,可能是导致形态和分子系统发育关系不一致的主要原因^[29]。上述两种方法一直存在差异和争议,亟待将两者结合,并筛选出更多反映鱼类系统发育的特征来解决这一矛盾。

2.3 同域物种形成

高原湖泊是研究同域物种形成的天然试验场。陈宜瑜等^[30]通过泸沽湖 3 种裂腹鱼类物种之间的系统发育关系及其形态变化与生态适应的相关性来讨论其物种形成的过程,并总结湖泊同域物种形成的 3 个先决条件:①湖泊里的祖先是裂腹鱼类中的原始类型,具有较强的适应能力和可塑性;②湖内的鱼类种类极少,湖泊内存在着大量未被占领的空白生态位,这是促进种群分化的根本因素;③湖内不存在凶猛性鱼类,这保证了适应性变异不完善的类群能够在竞争中得以延续。

Zhao 等^[31]报道了大约在 0.057 Ma,青藏高原逊木错花斑裸鲤种群逐渐演化出一个新的亚种斜口裸鲤(*Gymnocypris eckloni scoliotomus*),两者基于形态特征(如口唇特征)和食物利用的分化可能是同域物种早期形成的机制。Chen 等^[32]通过对青藏高原冰川贫营养型湖泊浪错中兰格湖裸鲤(*Gymnocypris chui*)和拉孜裸鲤(*Gymnocypris scleracanthus*)不同组织转录组的比较分析,发现种内和种间器官的表达模式存在差异,同时系统发育分析表明这两种同域分布的类群形成了单系复合体。系统进化 NJ(neighbor-joining)树与主成分分析都显示种群间存在明显的遗传差异,且拉孜裸鲤的遗传多样性高于兰格湖裸鲤。进一步的演化选择压力和功能富集分析揭示了两个物种间的生物学差异,差异表达基因和正向选择基因主要富集于代谢、营养和形态发育相关通路上,形态性状、饮食偏好、遗传变异和表达变异可能是两个同域物种分化的主要原因。

2.4 核型演化

研究表明,裂腹鱼类的染色体多为四倍体,但其染色体数差异较大^[4],双须叶须鱼(*Ptychobarbus dipogon*)最多($2n>400$),软刺裸鲤(*Gymnocypris dobula*)最少($2n=66$)^[33],其他裂腹鱼类的染色体数基本为 86~112。裂腹鱼类染色体数 98 左右的四倍体类型几乎都具有 3 对明显大的中部着丝点染色体,这是裂腹鱼类核型的共同特征,为裂腹鱼类具有共同起源和相近关系提供了细胞遗传学上的证据^[34]。

裂腹鱼类的核型演化主要表现为多倍演化,同时伴随有罗伯逊易位、着丝点断裂和融合等非整倍性演化^[34]。裂腹鱼类核型进化以多倍体化为主,且多数是四倍体。鲃系鱼类的核型进化,也以多倍化为主,且多为四倍体、六倍体、八倍体等^[34];鲃系鱼类中鲃亚科(Barbinae)较原始,既有二倍体,也有四倍体。裂腹鱼类

目前只发现有多倍体类型,进一步为裂腹鱼类起源于鲃亚科提供了佐证^[33-36]。

已有考古研究表明,青藏高原隆起前,气候较为温暖,适合鲃类生活。但随着高原隆起,气候逐渐变得寒冷多变,鲃类中只有极少数能适应寒冷的种类幸存下来。多倍化的形成为广泛的适应性提供了遗传基础,并增强了对高寒多变环境的适应能力。通过核型演化以及长期的自然选择,某些原始鲃类逐渐演化为具有原始鲃类和原始裂腹鱼类特征的过渡类型^[7],再演化为目前在该地区广泛存在的裂腹鱼类^[34]。多倍体化通常被认为是开启和驱动裂腹鱼类物种分化的关键因素^[18-19]。

随着鱼类不断特化,染色体核型表现出双臂染色体数比例增加的趋势。在特定的分类阶元中,NF (fundamental arm number, 染色体臂数)值一般随着特化程度的上升而增加^[34]。余祥勇等^[34]报道,除异齿裂腹鱼(*Schizothorax o'connori*)外,大部分裂腹鱼属的NF/2n值都低于1.60,而其他属鱼类的NF/2n值则在1.60~1.63内变化,并且随着特化程度的升高,NF/2n值也呈现出上升的趋势。此外,整个鲤科鱼类NF/2n值与特化程度也呈现类似的变化趋势。上述结果暗示着在鱼类进化中,核型演化和形态演化的密切相关性^[34,37]。

2.5 酶谱特征

同工酶在鱼类的物种鉴定、物种亲缘关系比较和基因的组织特异性表达等方面已有广泛的应用^[38-39]。研究表明裂腹鱼类的酶带数均多于5条^[4,40]。雅鲁藏布江异齿裂腹鱼、巨须裂腹鱼(*Schizothorax macropogon*)和拉萨裂腹鱼(*Schizothorax waltoni*)5种组织中分别检测到6、6和9条酶带;双须叶须鱼、拉萨裸裂尻鱼(*Schizopygopsis younghusbandi*)和尖裸鲤(*Oxygymnocypris stewartii*)分别检测到9、13和16条酶带^[40]。谢从新等^[4]关于乳酸脱氢酶和酯酶酶谱相似度指数对裂腹鱼类生物演化进行了探讨,发现其亲缘关系结果与武云飞等^[33]从核型分析以及曹文宣等^[15]从形态分析得到的3个分化等级结果极其相似。其他大量研究也表明酶谱特征与裂腹鱼类的特化等级呈现一定的相关性:大部分裂腹鱼属的酶带不超过10条^[41-43],而裸鲤属或尖裸鲤属多数在10条以上^[44-46]。通常情况下,染色体倍数越大,酶谱越复杂^[4]。裂腹鱼类同工酶在表达上具有种属特异性,不仅酶带组成和数量上存在差异,酶活水平也有差异^[4]。

3 高原适应生活史特征与生态学性状

3.1 生活史特征与生态学性状

染色体核型特征及同工酶酶谱特征是裂腹鱼类适应高原气候寒冷多变环境的遗传基础,而裂腹鱼类对特定的环境条件产生适应,在形态结构、生物学特性和生理机能等方面也都会发生适应性变化,也就是特化。裂腹鱼类在进化过程中形成了自己独特的生活史特征——生长缓慢、寿命较长、性成熟晚、繁殖力低^[4]。

裂腹鱼类对高原特殊环境表现出独特的适应性,其中水温是最为关键的因素之一,水温与鱼类的代谢强度密切相关,是影响鱼类生理生化 and 生长发育的重要环境因素^[47]。大部分裂腹鱼类的生长系数(*k*)都在0.1左右,表明其为慢速生长鱼类,拐点年龄大多在10龄以上,表观生长指数(*Ø*)介于3.5~5.0之间,von Bertalanffy生长方程能较好地描述裂腹鱼类的生长情况^[4,48-52]。裂腹鱼类寿命较长,其中尤以原始等级和特化等级寿命为高,已知异齿裂腹鱼寿命最大(50龄)^[48],其次为双须叶须鱼(44龄)^[49]、弧唇裂腹鱼(*Schizothorax curviliabius*, 43龄)^[50]和拉萨裂腹鱼(40龄)^[51],其他裂腹鱼类的最大年龄则多略低于/接近30龄^[53-55]。上述结果揭示裂腹鱼类的生活史对策多数属于*K*-选择类型^[4]。

裂腹鱼类纵向的性状变化(3个特化等级的演化)是由于温度下降所引起的,横向的性状变化(同一等级内属的分化)是因为食性分化而产生的^[15]。按食物组成情况,可将裂腹鱼类大致分为4类^[4,6,15]:专食着生藻类,有裂鲤属、扁咽齿鱼属和高原鱼属,种类较少;主食着生藻类,主要为裂腹鱼属的裂腹鱼亚属^[56]和裸裂尻鱼属^[4,57];主食底栖无脊椎动物,主要为裂腹鱼属的裂尻鱼亚属^[57]、叶须鱼属^[57-58]、裸重唇鱼属^[59]、裸鲤属^[60]和黄河鱼属;主食鱼类,有扁吻鱼属和尖裸鲤属^[61]。在长期进化过程中,裂腹鱼类形成了适应各自食性类型和摄取方式的形态特征,主要表现在下颌角质的有无、发达与否,咽齿的形态和肠的长短等方面^[4,6,15]。裂腹鱼类营养形态的某些特征经历了相关进化,这些特征与不同的食物资源利用有一定的相关性。其通过营养形态和摄食行为的改变,从而适应不同营养生态位,这可能是青藏高原特有鱼类群落多样性形成和维持的原因之一^[62]。

大多数裂腹鱼类集群产卵时间集中在2—6月,因海拔不同而造成的气候和环境差异,使得处于不同栖息地的裂腹鱼类表现出不同的产卵旺季^[4,63-66]。大多数裂腹鱼类的生活史对策属于K-选择类型,性成熟晚,繁殖力低。裂腹鱼类属间个体差异较大,其繁殖力也各有不同,绝对繁殖力1000~31000粒,相对繁殖力6~60粒/g^[4]。与低海拔淡水鱼类相比,裂腹鱼类相对繁殖力较低,但卵径大、卵黄较多,这种特性保证了孵化后的仔鱼成活率,是裂腹鱼类在长期进化过程中适应高原环境的结果。裂腹鱼类产卵场底质多为砾石和沙粒,可使其受精卵保持在适宜的环境内进行胚胎发育。裂腹鱼类的臀鳞具有保护泄殖孔的作用,是保证其在流水砾石底质环境中繁殖的适应性结构^[4,15]。

青藏高原紫外辐射强,而河流水质清澈,穿透进入水体的紫外线强度更高,在该处孵化的胚胎及初孵仔鱼受紫外辐射影响更强。研究表明,异齿裂腹鱼在孵化出膜后脑颅出现黑色素,随后多个重要组织器官中陆续出现黑色素,这可能是裂腹鱼类仔鱼保护机体重要器官免受来自背部及侧部的紫外辐射而导致损伤的表现,是对高原环境的一种适应^[67]。

3.2 裂腹鱼类生活史对气候变化的响应

气候是生物演化的主要因素,也是现在物种分布变化的主要原因^[15]。全球气候变化正日益严重地威胁着鱼类,导致野生鱼类多样性和全球渔业的未来都充满不确定性^[68]。青藏高原独特的地形特征和复杂的高原气候使该地区鱼类对气候变化较为敏感,对未来气候变化具有可预见性,被称为“全球气候变化的驱动力与放大器”。大量研究表明,近几十年来,青藏高原气候因子的变化幅度显著高于中国乃至全球水平^[69-70],与其他地区相比,气候变化对裂腹鱼类资源的选择性压力可能更为显著。与陆生生物相比,鱼类由于水的隔离使得对其野外观测,尤其长时间尺度上的观测极为困难,严重限制了鱼类生活史特征对气候变化响应相关研究的开展^[71],这一问题对栖息于青藏高原等急流生境的裂腹鱼类表现的尤为突出。与树木年代学相似,钙化组织(耳石)年代学是利用生物钙化组织反演其生活史过程,并重建该生物栖息区域内环境因子时空变化规律的一门学科^[72]。

Tao等^[73-74]以耳石为材料,采用钙化组织年代学方法反演了色林错裸鲤(*Gymnocypris selincuoensis*)、拉萨裸裂尻鱼和尖裸鲤的历史生长数据,评估了气候因子对其生长的影响,结果表明栖息于湖泊中的色林错裸鲤的生长和生长季节的长短与温度相关的区域气候因子呈显著性正相关,与厄尔尼诺南方涛动指数、北极涛动指数和北大西洋涛动指数等全球性气候因子呈较弱的负相关性;而栖息于河流中的拉萨裸裂尻鱼和尖裸鲤的生长与年平均气温呈显著负相关,与降水量和径流量呈较弱的正相关,且高营养级的尖裸鲤对气候变化的敏感性高于低营养级的拉萨裸裂尻鱼。上述结果表明温度对色林错湖鱼类生长有正面影响,但对雅鲁藏布江鱼类生长有负面影响^[73]。雅鲁藏布江流域当地气温的升高可能会对初级生产力产生相反的影响,因为气温升高最初可能会通过增加冰雪融水的补给而降低河水温度。水温降低直接影响鱼类的生长发育,并间接通过改变食物来源的可获得性来影响鱼类的生长。在水温与气温呈显著正相关的湖泊中^[75],变暖可以增加湖中的初级生产力,尤其是湖岸带^[74]。Tao等^[75]以钙化组织年代学方法重建了色林错裸鲤的历史繁殖时令,结果表明,耳石首轮轮径与温度和生长季长呈显著正相关,1970s—1990s色林错裸鲤的繁殖物候期明显提前,平均提前了2.9天/10年。上述研究结果说明,面对气候变化的胁迫,裂腹鱼类的生活史特征产生了较为明显的变化,且这种变化可能具有种间及区域间的异质性。

Jia等^[76]通过分析25种裂腹鱼类的8个生活史特征和17个环境变量(包括气候、空间和人为因素),探讨了环境驱动因素对裂腹鱼类生活史特征的影响,结果发现最大体长、寿命、性成熟年龄和体长以及卵径受气候和空间因子的影响显著。从大的时空尺度综合评估裂腹鱼类生物学特性对多种耦合环境因子的响应机制,有待进一步研究。

4 高原适应分子机制

与裂腹鱼类高原适应机制相关的基因很多,主要参与其形态发育、能量代谢、蛋白质代谢和免疫调节等,相关基因可能与适应高海拔低温和强辐射等有关。近年来,许多学者开展了转录组学和基因组学的相关研究^[21,77-93],有助于探讨裂腹鱼类的分子适应机制。

4.1 形态发育

鳞片是裂腹鱼类分类和形态演化的主要依据之一,研究表明Ectodysplasin-A (*Eda*)是影响皮肤发育的

主要基因^[77]。Zhang 等^[77]克隆了 3 个类群 51 种裂腹鱼类和 5 种鲃亚科鱼类的 *Eda* 基因, 结果表明不同等级间 *Eda* 基因结构出现显著变化, 推测 *Eda* 基因的进化可能与裂腹鱼类鳞片的退化有关, 以应对青藏高原的阶段性抬升。由于鳞片退化程度不同, 裂腹鱼类对青藏高原特殊环境的适应性也有所不同。裂腹鱼属最为原始, 主要分布于青藏高原边缘的低山地带, 其体鳞细小, 可使其皮肤柔软而利于快速游泳^[15]。身体完全裸露的裸鲤属和裸裂尻鱼属则主要分布在青藏高原的核心地区, 其体鳞退化是在高海拔、强辐射、低水温的长期适应下进化形成的。一方面, 高寒多变的高原环境, 促使体表粘液腺大量分泌和皮下脂肪增厚, 粘液腺发达可减少水流摩擦, 皮下脂肪增厚使抗寒力加强; 另一方面, 由于裂腹鱼类钻营石缝、捕食等弯曲身体的需要, 体鳞作用逐渐减弱, 导致鳞片缩小乃至消失^[94]。

4.2 能量与蛋白质代谢

与低海拔鲤科鱼相比, 高海拔和亚海拔裂腹鱼类的蛋白质编码基因 Ka/Ks (异义替换/同义替换) 均有所升高, 并发现一些与高原适应有关的候选基因和信号通路^[21]。裂腹鱼类的染色体数目往往为多倍体^[19], 这可能也会引起 Ka/Ks 比例升高。此外, 高海拔和亚高海拔谱系受到了不同的选择压力, 在高海拔物种中, 有更多的基因参与了感官感知、血液循环、能量代谢和蛋白质代谢等适应进程。面对青藏高原的阶段性抬升, 鱼类的遗传适应性存在一定差异^[21, 78, 95]。而与斑马鱼相比, 厚唇裸重唇鱼 (*Gymnodiptychus pachycheilus*) 存在基因组加速进化的现象, 在其谱系中表现出快速进化和正向选择特征的基因也富集了与能量代谢相关的功能^[79]。而与裂腹鱼类相似的是, 高原鳅属鱼类中表现出正向选择和快速进化迹象的基因在其能量代谢类别中也显著富集^[96]。

4.3 免疫调节

裂腹鱼类中与免疫相关基因的适应性进化, 可能促进其在物种形成过程中快速适应新环境和占据空间生态位的能力^[80]。鱼类在不同水层中会受到不同病原体所给予的选择性压力, 从而产生不同的免疫适应机制^[97]。吴蓉蓉^[80]从 13 个裂腹鱼类物种中筛选出 52 个候选基因存在正向选择作用, 其中 9 个正向选择基因在关键的 GO (Gene ontology) 功能和代谢通路中显著富集, 并且这些功能和代谢通路都与免疫系统相关, 主要包括细胞因子受体结合、趋化因子受体结合和免疫应答等。Chi 等^[81]报道免疫基因 *jag1* 在裂腹鱼类中受到正选择, 该基因可以调节微生物发病机制中的中性粒细胞功能。

4.4 低温与强辐射适应

Chi 等^[81]分别筛选了 3 个特化等级代表性物种适应高原隆升 3 个阶段的候选基因, 进化分析表明, 特化分支的平均进化速度快于高度特化分支。沿着原始、特化和高度特化等级的进化历程, 分别有 40、36 和 55 个基因可能受到正选择, 其中部分基因可能与适应高海拔低温和强辐射有关。

一些与能量代谢相关的基因如 2-氧戊二酸脱氢酶 *ogdh* 和 *atp6v0a1* 参与了“氧化磷酸化”途径, 可能是应对高原水体低温的一种适应性表达; *brd2* 基因在脂肪形成中起关键作用, 也可能参与了对水温降低的适应^[81]。光强随海拔的升高而增加, 参与“光转导”途径的相关基因之一“鸟嘌呤核苷酸结合蛋白 β -1” (*gnb1*) 受到正选择, 可能是适应了更强的光强所致。强烈的紫外线会导致 DNA 损伤, 甚至引起皮肤癌, 因此裂腹鱼类可能出现了抑制多种肿瘤类型发展的 *dab2ip* 基因。此外, *bag1* 和免疫球蛋白超家族的成员之一 *mcam* 受到正选择, 可能由于 *bag1* 的产物与抗凋亡蛋白 *bcl-2* 形成复合物, 从而使细胞对凋亡具有更强的抵抗能力, 一些癌变细胞中可以检测到 *bag1* 表达水平的改变, 而 *mcam* 在转移性黑色素瘤细胞中高度表达^[98]。

4.5 低氧适应

揭示低氧适应的遗传基础是当前进化生物学中的研究热点。研究表明, 血红蛋白基因 (*Hb*)、肌红蛋白基因 (*Mb*)、脑红蛋白基因 (*Ngb*)、胞红蛋白基因 (*Cygb*)、促红细胞生成素 (EPO) 及其受体基因以及低氧诱导因子 (HIF)、血管内皮生长因子 (VEGFa) 等与氧气转运和贮存相关的基因, 都在裂腹鱼类高原低氧适应中发挥重要作用^[80, 82-85]。Yang 等^[79]和 Chi 等^[81]报道在裂腹鱼类谱系中表现出快速进化和正向选择特征的基因也富集了与低氧适应相关的功能。此外, 高原鳅属鱼类中也有类似报道^[96, 99]。然而, 也有研究表明, 青藏高原空气中的氧气浓度虽然较低, 但水体 (特别是河流) 中的氧气浓度并不低, 其均值约在 6~9 mg/L^[100-102]。因此, 低氧适应相关基因的快速进化和正选择还需进一步考证。同时, 在高原适应分子机制研究中, 转录组

学应结合裂腹鱼类的表型性状和水体环境因素加以综合分析,而不应割裂开来。

4.6 盐碱湖泊适应

高度特化类群中有多种鱼类生活于盐碱湖泊,对盐碱水体的适应也是裂腹鱼类在长期演化过程中的特点之一。研究表明,细胞质碳酸酐酶可能在青海湖裸鲤适应高盐度和碳酸盐碱性中发挥了重要作用,通过降低细胞质碳酸酐酶的表达来补偿呼吸性碱中毒,并在从河流到盐碱湖的过渡过程中帮助渗透调节^[86]。青海湖裸鲤在青海湖盐碱耐受过程中发挥作用的基因包括:渗透相关基因,主要有钠/钾转运 ATP 酶、钙/钙调蛋白依赖性蛋白激酶、丝裂原活化蛋白激酶、溶质载体家族等;免疫相关基因,主要有白细胞介素、补体、整合素等;代谢相关基因,主要有一氧化氮合酶、1,25-二羟基维生素 D(3)24-羟化酶、细胞色素 P450 等^[87]。

4.7 其他相关研究

青藏高原鱼类转录组数据可为了解极端环境适应的分子机制提供依据。Zhou 等^[88]对 14 种代表性裂腹鱼类的 183 份样本的转录组进行了测序和组装,获得约 1363 Gb 的转录组数据以及每个物种 76602~154860 条功能基因,脊椎动物的 2586 个基因中超过 98% 在 14 种裂腹鱼类被检测到,根据物种的不同有 85%~92% 的基因被完全鉴定,这表明转录组中保守基因的完整性较高。同时,Zhou 等^[88]还发现 14 种裂腹鱼类的 BUSCO 重复率都很高,这与大多数裂腹鱼类都为多倍体的结论是一致的。

近年来异齿裂腹鱼(*Aspiorhynchus laticeps*)、花斑裸鲤、青海湖裸鲤和尖裸鲤的全基因组序列得到解析,所构建的基因组信息将有助于进一步认识青藏高原鱼类的高海拔适应^[89-93]。裂腹鱼类的全基因组复制(WGD)在青藏高原物种形成和环境适应中发挥了重要作用。Xiao 等^[90]报道了异齿裂腹鱼的基因组,显示该物种为幼龄四倍体,转座子爆发引起的重复基因组之间的大量插入可诱导相邻序列的突变,并改变相邻基因的表达,代表了一个多倍体基因组在 WGD 后的早期重二倍体化过程。异齿裂腹鱼基因组可以作为研究多倍体基因组早期再倍化的年轻四倍体模型,并为青藏高原特有鱼类的环境适应研究提供宝贵的遗传资源。

5 总结与展望

青藏高原是地球上最年轻、海拔最高、面积最大的高原,高原隆起是近百万年来地球历史上最重要的地质事件之一^[15],1973 年启动的第一次青藏高原综合科学考察期间,查明了高原境内自然条件,揭示了高原生物区系组成、起源和演化的过程及规律^[17,103-104]。自第一次青藏综合科考开展以来的近 50 年,青藏高原生态环境和水循环格局发生了显著变化,如气候变暖幅度是同期全球平均值的两倍,冰川退缩、冰湖溃决、泥石流频发,严重影响了生物的生存环境和经济社会的发展。

本文综合考古依据、形态演化和分子进化等多学科文献资料,对裂腹鱼类的起源与演化以及系统发育进行论述,从核型演化和酶谱特征进一步阐述了裂腹鱼类的系统进化过程,并从裂腹鱼类的多倍体核型等方面探讨其适应高原多变气候的遗传基础;阐述了裂腹鱼类为适应高原极端环境所形成的生物学特征,基于钙化组织年代学探讨了全球气候变化对裂腹鱼类生物学特征所产生的影响;基于转录组学和全基因组学阐述了裂腹鱼类高原适应相关基因的表达,进一步揭示其适应高原极端恶劣环境的分子机制。今后地球观测科学和科技考古技术的不断进步,结合古 DNA 分析手段,将进一步佐证裂腹鱼类系统演化及物种形成过程。转录组和全基因组测序技术日益成熟,可使今后研究高原适应相关的分子机制更为全面和准确,但全基因组学在裂腹鱼类的研究上还处于起步阶段,生物信息学方面的分析还有待加强。全球气候变化对裂腹鱼类影响深远,需系统研究气候因子在长时间尺度上对其种群生长、繁殖和死亡等生理过程及分布格局的影响,并进一步耦合渔业捕捞、水利工程、生物入侵等因素,综合评价其对裂腹鱼类生活史及系统进化的长期影响。

6 附录

附表 I 见电子版(DOI: 10.18307/2023.0304)。

7 参考文献

[1] 西藏自治区水产局. 西藏鱼类及其资源. 北京: 中国农业出版社, 1995.

- [2] 陈毅峰, 曹文宣. 裂腹鱼亚科鱼类. 见: 乐佩琦. 中国动物志·硬骨鱼·鲤形目(下卷). 北京: 科学出版社. 2000; 273-388.
- [3] Yang L, Sado T, Hirt MV. Phylogeny and polyploidy: Resolving the classification of cyprinine fishes (Teleostei; Cypriniformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2015, **85**: 97-116. DOI: 10.1016/j.ympev.2015.01.014.
- [4] 谢从新, 霍斌, 魏开建. 雅鲁藏布江中游裂腹鱼类生物学与资源保护. 北京: 科学出版社, 2019.
- [5] Zhang YL, Li BY, Liu LS *et al.* Redetermine the region and boundaries of Tibetan Plateau. *Geographical Research*, 2021, **40**(6): 1543-1553. DOI: 10.11821/dlyj020210138. [张懿铨, 李炳元, 刘林山等. 再论青藏高原范围. 地理研究, 2021, **40**(6): 1543-1553.]
- [6] 武云飞, 吴翠珍. 青藏高原鱼类. 成都: 四川科学技术出版社, 1992.
- [7] Wu YF, Chen YY. Fossil cyprinid fishes from the late tertiary of north Xizang, China. *Cerebrata Palasiatica*, 1980, **18**(1): 15-20, 83. [武云飞, 陈宜瑜. 西藏北部新第三纪的鲤科鱼类化石. 古脊椎动物与古人类, 1980, **18**(1): 15-20, 83.]
- [8] Lal Hora S. Comparison of the fish-faunas of the northern and the southern faces of the great Himalayan range. *Records of the Zoological Survey of India*, 1937, **39**(3): 241. DOI: 10.26515/rzsi/v39/i3/1937/162285.
- [9] Wu YF, Tan QJ. Characteristics of the fish-fauna of the characteristics of Qinghai-Xizang Plateau and its geological distribution and formation. *Acta Zoologica Sinica*, 1991, **37**(2): 135-152. [武云飞, 谭齐佳. 青藏高原鱼类区系特征及其形成的地史原因分析. 动物学报, 1991, **37**(2): 135-152.]
- [10] Deng T, Wu FX, Su T *et al.* Tibetan Plateau: An evolutionary junction for the history of modern biodiversity. *Scientia Sinica: Terrae*, 2020, **50**(2): 177-193. [邓涛, 吴飞翔, 苏涛等. 青藏高原——现代生物多样性形成的演化枢纽. 中国科学: 地球科学, 2020, **50**(2): 177-193.]
- [11] Wang N, Wu FX. New Oligocene cyprinid in the central Tibetan Plateau documents the pre-uplift tropical lowlands. *Ichthyological Research*, 2015, **62**(3): 274-285. DOI: 10.1007/s10228-014-0438-3.
- [12] Chang MM, Miao DS. Review of the Cenozoic fossil fishes from the Tibetan Plateau and their bearings on paleoenvironment. *Chinese Science Bulletin*, 2016, **61**(9): 981-995. [张弥曼, 苗德岁. 青藏高原的新生代鱼化石及其古环境意义. 科学通报, 2016, **61**(9): 981-995.]
- [13] Chang MM, Miao DS, Wang N. Ascent with modification: Fossil fishes witnessed their own group's adaptation to the uplift of the Tibetan Plateau during the late Cenozoic. In: Darwin's Heritage Today: Proceedings of the Darwin 200 Beijing International Conference. Beijing: Higher Education Press, 2010.
- [14] Wang N, Chang MM. Pliocene cyprinids (Cypriniformes, Teleostei) from Kunlun Pass Basin, northeastern Tibetan Plateau and their bearings on development of water system and uplift of the area. *Science China Earth Sciences*, 2010, **53**(4): 485-500. DOI: 10.1007/s11430-010-0048-5.
- [15] 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. 见: 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.
- [16] Li JJ, Wen SX, Zhang QS *et al.* Discussion on the age, amplitude and form of uplift in Qinghai-Tibet Plateau. *Science in China, SerA*, 1979, **9**(6): 608-616. [李吉均, 文世宣, 张青松等. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式的探讨. 中国科学, 1979, **9**(6): 608-616.]
- [17] Li YL, Ren ZM, Shedlock AM *et al.* High altitude adaptation of the schizothoracine fishes (Cyprinidae) revealed by the mitochondrial genome analyses. *Gene*, 2013, **517**(2): 169-178. DOI: 10.1016/j.gene.2012.12.096.
- [18] Yonezawa T, Hasegawa M, Zhong Y. Polyphyletic origins of schizothoracine fish (Cyprinidae, Osteichthyes) and adaptive evolution in their mitochondrial genomes. *Genes & Genetic Systems*, 2014, **89**(4): 187-191. DOI: 10.1266/ggs.89.187.
- [19] Wang XZ, Gan XN, Li JB *et al.* Independent origin of polyploid species of Cyprininae and its relationship with the uplift of Qinghai-Tibet Plateau in Tertiary. *Scientia Sinica: Vitae*, 2016, **46**(11): 1277-1295. [王绪祯, 甘小妮, 李俊兵等. 鲤亚科多倍体物种独立起源及其与第三纪青藏高原隆升的关系. 中国科学: 生命科学, 2016, **46**(11): 1277-1295.]
- [20] Chen ZM, Chen YF. Phylogeny of the specialized schizothoracine fishes (Teleostei; Cypriniformes; Cyprinidae). *Zoological Studies*, 2001, **40**(2): 147-157. DOI: 10.2108/zsj.18.433.
- [21] Zhang DS, Yu MC, Hu P *et al.* Genetic adaptation of schizothoracine fish to the phased uplifting of the Qinghai-Tibetan Plateau. *G3 Genes & Genetics*, 2017, **7**(4): 1267-1276. DOI: 10.1534/g3.116.038406.
- [22] He DK, Chen YF, Chen YY *et al.* Molecular phylogeny of the specialized schizothoracine fishes (Teleostei; Cyprinidae), with their implications for the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Science Bulletin*, 2004, **49**(1): 39-48. DOI: 10.1007/BF02901741.
- [23] Qi DL, Guo SC, Chao Y *et al.* The biogeography and phylogeny of schizothoracine fishes (*Schizopygopsis*) in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Zoologica Scripta*, 2015, **44**(5): 523-533. DOI: 10.1111/zsc.12116.
- [24] Quan JQ, Zhao GY, Li LL *et al.* Phylogeny and genetic diversity reveal the influence of Qinghai-Tibet Plateau uplift on the divergence and distribution of *Gymnocypris* species. *Aquatic Sciences*, 2020, **83**(1): 1-11. DOI: 10.1007/s00027-020-00761-9.
- [25] Zhang J, Chen Z, Zhou C *et al.* Molecular phylogeny of the subfamily Schizothoracinae (Teleostei; Cypriniformes; Cyprinidae) inferred from complete mitochondrial genomes. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2016, **64**: 6-13. DOI: 10.1016/j.bsc.2015.11.004.
- [26] Zhang YP, Du YY, Lou ZY *et al.* Molecular phylogeny of schizothoracine fishes in Gansu Province based on mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Journal of Northwest Normal University: Natural Science*, 2013, **49**(5): 91-96, 102. [张艳萍, 杜岩岩, 姜忠玉等. 甘肃

- 省几种裂腹鱼类系统发育关系探讨. 西北师范大学学报: 自然科学版, 2013, **49**(5): 91-96, 102.]
- [27] He DK, Chen YF. Molecular phylogeny and biogeography of the highly specialized grade schizothoracine fishes (Teleostei: Cyprinidae) inferred from cytochrome b sequences. *Chinese Science Bulletin*, 2007, **52**(6): 777-788. DOI: 10.1007/s11434-007-0123-2.
- [28] Duan Z, Zhao K, Peng Z *et al.* Comparative phylogeography of the Yellow River schizothoracine fishes (Cyprinidae): Vicariance, expansion, and recent coalescence in response to the Quaternary environmental upheaval in the Tibetan Plateau. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, **53**(3): 1025-1031. DOI: 10.1016/j.ympev.2009.03.034.
- [29] Tang Y, Li C, Wanghe K *et al.* Convergent evolution misled taxonomy in schizothoracine fishes (Cypriniformes: Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2019, **134**: 323-337. DOI: 10.1016/j.ympev.2019.01.008.
- [30] Chen YY, Zhang W, Huang SY. Speciation on Schizothoracine fishes of Lake Lugu. *Acta Zoologica Sinica*, 1982, **28**(3): 217-225. [陈宜瑜, 张卫, 黄顺友. 泸沽湖裂腹鱼类的物种形成. 动物学报, 1982, **28**(3): 217-225.]
- [31] Zhao K, Duan ZY, Peng ZG *et al.* The youngest split in sympatric schizothoracine fish (Cyprinidae) is shaped by ecological adaptations in a Tibetan Plateau glacier lake. *Molecular Ecology*, 2009, **18**(17): 3616-3628. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2009.04274.x.
- [32] Chen J, Yang LD, Zhang RY *et al.* Transcriptome-wide patterns of the genetic and expression variations in two sympatric schizothoracine fishes in a Tibetan Plateau glacier lake. *Genome Biology and Evolution*, 2020, **12**(1): 3725-3737. DOI: 10.1093/gbe/evz276.
- [33] Wu YF, Kang B, Men Q *et al.* Chromosome diversity of Tibetan fishes. *Zoological Research*, 1999, **20**(4): 258-264. [武云飞, 康斌, 门强等. 西藏鱼类染色体多样性的研究. 动物学研究, 1999, **20**(4): 258-264.]
- [34] Yu XY, Li YC, Zhou T. Karyotype studies of cyprinid fishes in China—Comparative study of the karyotypes of 8 species of schizothoracine fishes. *Journal of Wuhan University: Natural Science Edition*, 1990, **36**(2): 97-104. [余祥勇, 李渝成, 周瞰. 中国鲤科鱼类染色体组型研究——8种裂腹鱼亚科鱼类核型研究. 武汉大学学报: 自然科学版, 1990, **36**(2): 97-104.]
- [35] Zan RG, Song Z, Liu WG. Studies of karyotypes of seven species of fishes in Barbinae, with a discussion on identification of fish polyploidy. *Zoological Research*, 1984, **5**(S1): 82-88, 101. [管瑞光, 宋峥, 刘万国. 七种鲤亚科鱼类的染色体组型研究, 兼论鱼类多倍体的判定问题. 动物学研究, 1984, **5**(S1): 82-88, 101.]
- [36] Zan RG, Liu WG, Song Z. Tetraploid-hexaploid relationship in Schizothoracinae. *Acta Genetica Sinica*, 1985, **12**(2): 137-142, 167. [管瑞光, 刘万国, 宋峥. 裂腹鱼亚科中的四倍体——六倍体相互关系. 遗传学报, 1985, **12**(2): 137-142, 167.]
- [37] Ma K, Tong GX, Zhang YQ *et al.* Karyotype analysis and evolutionary status of *Oxygymnocypris stewartii*. *Journal of Northwest A & F University: Natural Science Edition*, 2021, **49**(12): 28-33, 42. [马凯, 佟广香, 张永泉等. 尖裸鲤染色体核型分析及进化地位研究. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2021, **49**(12): 28-33, 42.]
- [38] Zhu LF. Comparative studies on lactate dehydrogenase isozymes in some cyprinid fishes and their hybrids. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1982, **6**(4): 539-545. [朱蓝菲. 几种鲤科鱼类及杂种的乳酸脱氢酶同工酶的比较. 水生生物学集刊, 1982, **6**(4): 539-545.]
- [39] Liu HY, Xie CX. Application and research progress of fish isoenzymes. *Reservoir Fisheries*, 2006, **27**(5): 1-3, 16. [刘鸿艳, 谢从新. 鱼类同工酶应用及研究进展. 水利渔业, 2006, **27**(5): 1-3, 16.]
- [40] Wei YZ, Zhang GR, Huo B *et al.* A comparative study on lactate dehydrogenase isozymes in six species of Schizothoracinae. *Freshwater Fisheries*, 2017, **47**(5): 3-8. [魏玉众, 张桂蓉, 霍斌等. 雅鲁藏布江中游6种裂腹鱼乳酸脱氢酶同工酶的比较研究. 淡水渔业, 2017, **47**(5): 3-8.]
- [41] Chao SS, Gong JQ, Dao XF *et al.* Comparison of LDH and MDH isozymes in *Schizothorax prenanti* and grass carp *Ctenopharyngodon idellus*. *Fisheries Science*, 2013, **32**(8): 467-470. [晁珊珊, 宫佳琦, 刀筱芳等. 齐口裂腹鱼及草鱼乳酸脱氢酶和苹果酸脱氢酶同工酶的比较研究. 水产科学, 2013, **32**(8): 467-470.]
- [42] An M, Fan JY, Huang BX *et al.* Comparison of five isozymes in *Schizothorax kozlovi* and *Schizothorax grahami* in up-streams of Wujiang River. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2010, **38**(1): 111-115. [安苗, 范家佑, 黄保信等. 乌江上游四川裂腹鱼和昆明裂腹鱼5种同工酶的比较. 贵州农业科学, 2010, **38**(1): 111-115.]
- [43] Duan B, Liu HY. Study on isozymic tissue-specificity in *Schizothorax chongi* Fang. *Journal of Southwest University: Natural Science Edition*, 2010, **32**(6): 27-30. [段彪, 刘鸿艳. 细鳞裂腹鱼同工酶组织特异性研究. 西南大学学报: 自然科学版, 2010, **32**(6): 27-30.]
- [44] Qi DL. Comparative analysis of lactic dehydrogenase isozymes in serum and tissues of Qinghai-lake naked carps and carps. *Journal of Qinghai University*, 2003, **21**(6): 1-3. [祁得林. 青海湖裸鲤和鲤鱼组织乳酸脱氢酶同工酶比较研究. 青海大学学报: 自然科学版, 2003, **21**(6): 1-3.]
- [45] Qi HF, Shi JQ. Muscular nutritive composition and lactate dehydrogenase isozymes in *Gymnocypris przewalskii ganzhonensis*. *Fisheries Science*, 2017, **36**(2): 228-230. [祁洪芳, 史建全. 甘子河裸鲤肌肉营养成分和乳酸脱氢酶同工酶的分析. 水产科学, 2017, **36**(2): 228-230.]
- [46] Chen YF, He DK, Chen YY. Electrophoretic analysis of isozymes and discussion about species differentiation in three species of genus *Gymnocypris*. *Zoological Research*, 2001, **22**(1): 9-19. DOI: 10.3321/j.issn:0254-5853.2001.01.002.
- [47] Liu F, Liu YY, Lou B *et al.* Effect of water temperature on antioxidant and digestive enzymes activities in *Larimichthys polyactis*. *Haiyang Xuebao*, 2016, **38**(12): 76-85. [刘峰, 刘阳阳, 楼宝等. 温度对小黄鱼体内抗氧化酶及消化酶活性的影响. 海洋学报, 2016, **38**

- (12): 76-85.]
- [48] Ma BS, Xie CX, Huo B *et al.* Age and growth of a long-lived fish *Schizothorax o'connori* in the Yarlung Tsangpo River, Tibet. *Zoological Studies*, 2010, **49**(6): 749-759. DOI: 10.1080/02705060.2009.9664303.
- [49] Li XQ, Chen YF. Age structure, growth and mortality estimates of an endemic *Ptychobarbus dipogon* (Regan, 1905) (Cyprinidae: Schizothoracinae) in the Lhasa River, Tibet. *Environmental Biology of Fishes*, 2009, **86**(1): 97-105. DOI: 10.1007/s10641-008-9371-5.
- [50] Wang J, Zhang FB, Hu HM *et al.* Preliminary study on age and growth of *Schizothorax curviliatus* in the lower reaches of the Yarlung Zangbo River. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, **46**(12): 1770-1779. DOI: 10.7541/2022.2021.060. [王健, 张富斌, 胡华明等. 雅鲁藏布江下游弧唇裂腹鱼的年龄结构与生长特性. 水生生物学报, 2022, **46**(12): 1770-1779.]
- [51] Zhou XJ, Xie CX, Huo B *et al.* Age and growth of *Schizothorax waltoni* (Cyprinidae: Schizothoracinae) in the Yarlung Tsangpo River, China. *Journal of Applied Animal Research*, 2017, **45**(1): 346-354. DOI: 10.1080/09712119.2016.1194842.
- [52] Qadri S, Shah TH, Balkhi MH *et al.* Study on the growth of *Schizothorax curvifrons* (Cyprinidae: cypriniformes) in river Jhelum Kashmir. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 2018, **7**(5): 1908-1912. DOI: 10.18805/ijar.b-3469.
- [53] Duan YJ, Xie CX, Zhou XJ *et al.* Age and growth characteristics of *Schizopygopsis younghusbandi* Regan, 1905 in the Yarlung Tsangpo River in Tibet, China. *Journal of Applied Ichthyology*, 2014, **30**(5): 948-954. DOI: 10.1111/jai.12439.
- [54] Ma BS, Nie YY, Wei KJ *et al.* Estimates on age, growth, and mortality of *Gymnocypris firmispinatus* (Cyprinidae: Schizothoracinae) in the Anning River, China. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2019, **37**(2): 736-744. DOI: 10.1007/s00343-019-7372-1.
- [55] Tan BZ, Yang XF, Yang RB. Age structure and growth characteristics of *Gymnocypris waddelli* in the Zhegu Lake, Tibet. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2020, **27**(8): 879-885. [谭博真, 杨学芬, 杨瑞斌. 西藏哲古错高原裸鲤年龄结构与生长特性. 中国水产科学, 2020, **27**(8): 879-885.]
- [56] Ma BS, Xie CX, Huo B *et al.* Feeding habits of *Schizothorax o'connori* Lloyd, 1908 in the Yarlung Zangbo River, Tibet. *Journal of Applied Ichthyology*, 2014, **30**(2): 286-293. DOI: 10.1111/jai.12283.
- [57] Wang Q, Liu MD, Zhu FY *et al.* Comparative study of three species of schizothoracine on feeding and digestive organs in upper Nujiang River. *Chinese Journal of Zoology*, 2019, **54**(2): 207-221. DOI: 10.13859/j.cjz.201902008. [王起, 刘明典, 朱峰跃等. 怒江上游三种裂腹鱼类摄食及消化器官比较研究. 动物学杂志, 2019, **54**(2): 207-221.]
- [58] Zhu TB, Li F, Yang DG. Fish resources and feeding habits of *Ptychobarbus kaznakovi* in the Zengqu River, a tributary of the upper Jinsha River. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2016, **25**(7): 1086-1092. [朱挺兵, 李飞, 杨德国. 金沙江上游赠曲的鱼类与裸腹叶须鱼的食性. 长江流域资源与环境, 2016, **25**(7): 1086-1092.]
- [59] 牛玉娟. 伊犁河新疆裸重唇鱼个体生物学研究[学位论文]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2015.
- [60] Li L, Jin X, Ma B *et al.* Trophic niche and interspecific diet relationship of *Gymnocypris* in autumn from Langcuo Lake of Tibet, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(12): 4284-4290. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202012.034. [李雷, 金星, 马波等. 西藏朗措秋季裸鲤属营养生态位及种间食物关系. 应用生态学报, 2020, **31**(12): 4284-4290.]
- [61] Huo B, Xie CX, Madenjian CP *et al.* Feeding habits of an endemic fish, *Oxygymnocypris stewartii*, in the Yarlung Zangbo River in Tibet, China. *Environmental Biology of Fishes*, 2014, **97**(11): 1279-1293. DOI: 10.1007/s10641-013-0213-8.
- [62] Qi DL, Chao Y, Guo SC *et al.* Convergent, parallel and correlated evolution of trophic morphologies in the subfamily schizothoracinae from the Qinghai-Tibetan Plateau. *PLoS One*, 2012, **7**(3): e34070. DOI: 10.1371/journal.pone.0034070.
- [63] Ma BS, Wei KJ, Xu B *et al.* Reproductive characteristics of *Gymnocypris firmispinatus* in the Anning River, China. *Fisheries Science*, 2018, **84**(6): 963-974. DOI: 10.1007/s12562-018-1249-7.
- [64] Liu HP, Liu YC, Liu SY *et al.* Fecundity and reproductive strategy of *Ptychobarbus dipogon* populations from the middle reaches of the Yarlung Zangbo River. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2018, **42**(6): 1169-1179.
- [65] Farooq I, Bhat FA, Balkhi MH *et al.* Reproductive and breeding biology of *Schizothorax labiatus*, a snow trout found in River Jhelum, Kashmir. *Journal of Environmental Biology*, 2019, **40**(3): 291-294. DOI: 10.22438/jeb/40/3/mrn-839.
- [66] Duan UJ, Huo B, Ma BS *et al.* Reproductive biology of *Schizopygopsis younghusbandi* Regan 1905 (Cyprinidae: Schizothoracinae) in the middle reaches of Yarlung Tsangpo River, China. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2018, **36**(5): 1825-1834. DOI: 10.1007/s00343-018-7115-8.
- [67] Tian NN, Wang XX, Bian FF *et al.* Distribution of melanin in the larvae of *Schizothorax o'connori*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, **32**(9): 3370-3376. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202109.031. [田娜娜, 王纤纤, 边芳芳等. 异齿裂腹鱼仔鱼的黑色素分布. 应用生态学报, 2021, **32**(9): 3370-3376.]
- [68] Huang M, Ding L, Wang J *et al.* The impacts of climate change on fish growth: A summary of conducted studies and current knowledge. *Ecological Indicators*, 2021, **121**: 106976. DOI: 10.1016/j.ecolind.2020.106976.
- [69] You QL, Cai ZY, Pepin N *et al.* Warming amplification over the Arctic Pole and Third Pole: Trends, mechanisms and consequences. *Earth-Science Reviews*, 2021, **217**: 103625. DOI: 10.1016/j.earscirev.2021.103625.
- [70] Kuang XX, Jiao JJ. Review on climate change on the Tibetan Plateau during the last half century. *Journal of Geophysical Research: Atmos-*

- pheres, 2016, **121**(8): 3979-4007. DOI: 10.1002/2015jd024728.
- [71] Woods T, Kaz A, Giam X. Phenology in freshwaters: a review and recommendations for future research. *Ecography*, 2021, **44**: 1-14. DOI: 10.1111/ecog.05564.
- [72] Peharda M, Schöne BR, Black BA *et al.* Advances of sclerochronology research in the last decade. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2021, **570**: 110371. DOI: 10.1016/j.palaeo.2021.110371.
- [73] Tao J, Chen YF, He DK *et al.* Relationships between climate and growth of *Gymnocypris selincuoensis* in the Tibetan Plateau. *Ecology and Evolution*, 2015, **5**(8): 1693-1701. DOI: 10.1002/ece3.1463.
- [74] Tao J, Kennard MJ, Jia YT *et al.* Climate-driven synchrony in growth-increment chronologies of fish from the world's largest high-elevation river. *Science of the Total Environment*, 2018, **645**: 339-346. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.07.108.
- [75] Tao J, He DK, Kennard MJ *et al.* Strong evidence for changing fish reproductive phenology under climate warming on the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2018, **24**(5): 2093-2104. DOI: 10.1111/gcb.14050.
- [76] Jia YT, Sui XY, Chen YF *et al.* Climate change and spatial distribution shaped the life-history traits of schizothoracine fishes on the Tibetan Plateau and its adjacent areas. *Global Ecology and Conservation*, 2020, **22**: e01041. DOI: 10.1016/j.gecco.2020.e01041.
- [77] Zhang CF, Tong C, Ludwig A *et al.* Adaptive evolution of the *Eda* gene and scales loss in schizothoracine fishes in response to uplift of the Tibetan Plateau. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, **19**(10): 2953. DOI: 10.3390/ijms19102953.
- [78] Yu MC, Zhang DS, Hu P *et al.* Divergent adaptation to Qinghai-Tibetan Plateau implicated from transcriptome study of *Gymnocypris dobula* and *Schizothorax nukiangensis*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2017, **71**: 97-105. DOI: 10.1016/j.bse.2017.02.003.
- [79] Yang LD, Wang Y, Zhang ZL *et al.* Comprehensive transcriptome analysis reveals accelerated genic evolution in a Tibet fish, *Gymnodiptychus pachycheilus*. *Genome Biology and Evolution*, 2015, **7**(1): 251-261. DOI: 10.1093/gbe/evu279.
- [80] 吴蓉蓉. 裂腹鱼亚科代表种比较转录组及低氧相关主要基因分子进化研究[学位论文]. 西宁: 青海大学, 2019.
- [81] Chi W, Ma XF, Niu JG *et al.* Genome-wide identification of genes probably relevant to the adaptation of Schizothoracines (Teleostei: Cypriniformes) to the uplift of the Qinghai-Tibet Plateau. *BMC Genomics*, 2017, **18**(1): 310. DOI: 10.1186/s12864-017-3703-9.
- [82] Lei Y, Yang LD, Zhou Y *et al.* Hb adaptation to hypoxia in high-altitude fishes: Fresh evidence from schizothoracine fishes in the Qinghai-Tibetan Plateau. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2021, **185**: 471-484. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2021.06.186.
- [83] Qi DL, Chao Y, Zhao YL *et al.* Molecular evolution of myoglobin in the Tibetan Plateau endemic schizothoracine fish (Cyprinidae, Teleostei) and tissue-specific expression changes under hypoxia. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2018, **44**(2): 557-571. DOI: 10.1007/s10695-017-0453-1.
- [84] Xu QH, Zhang C, Zhang DS *et al.* Analysis of the erythropoietin of a Tibetan Plateau schizothoracine fish (*Gymnocypris dobula*) reveals enhanced cytoprotection function in hypoxic environments. *BMC Evolutionary Biology*, 2016, **16**(1): 1-17. DOI: 10.1186/s12862-015-0581-0.
- [85] Guan LH, Chi W, Xiao WH *et al.* Analysis of hypoxia-inducible factor alpha polyploidization reveals adaptation to Tibetan Plateau in the evolution of schizothoracine fish. *BMC Evolutionary Biology*, 2014, **14**: 192. DOI: 10.1186/s12862-014-0192-1.
- [86] Yao ZL, Guo WF, Lai QF *et al.* *Gymnocypris przewalskii* decreases cytosolic carbonic anhydrase expression to compensate for respiratory alkalosis and osmoregulation in the saline-alkaline Lake Qinghai. *Journal of Comparative Physiology B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 2016, **186**(1): 83-95. DOI: 10.1007/s00360-015-0939-z.
- [87] Zhang HC, Ma QH, Xu BK *et al.* Screening and analysis the osmotic, immune, metabolic related genes of *Gymnocypris przewalskii* in saline-alkali tolerance. *Journal of Fisheries of China*, in press. [张海琛, 马清花, 许保可等. 青海湖裸鲤盐碱耐受过程中的渗透、免疫、代谢相关基因筛选和分析. 水产学报, 待刊.]
- [88] Zhou CW, Xiao SJ, Liu YC *et al.* Comprehensive transcriptome data for endemic Schizothoracine fish in the Tibetan Plateau. *Scientific Data*, 2020, **7**: 28. DOI: 10.1038/s41597-020-0361-6.
- [89] Liu HP, Xiao SJ, Wu N *et al.* The sequence and de novo assembly of *Oxygymnocypris stewartii* genome. *Scientific Data*, 2019, **6**: 190009. DOI: 10.1038/sdata.2019.9.
- [90] Xiao SJ, Mou ZB, Fan DD *et al.* Genome of tetraploid fish *Schizothorax o'connori* provides insights into early re-diploidization and high-altitude adaptation. *Isis*, 2020, **23**(9): 101497. DOI: 10.1016/j.isci.2020.101497.
- [91] Tian F, Liu SJ, Zhou BZ *et al.* Chromosome-level genome of Tibetan naked carp (*Gymnocypris przewalskii*) provides insights into Tibetan highland adaptation. *DNA Research*, 2022, **29**(4): dsac025. DOI: 10.1093/dnares/dsac025.
- [92] Niu JG, Zhang RM, Hu JW *et al.* Chromosomal-scale genome assembly of the near-extinction big-head schizothoracin (*Aspiorhynchus laticeps*). *Scientific Data*, 2022, **9**: 556. DOI: 10.1038/s41597-022-01671-1.
- [93] Wang FY, Wang LH, Liu D *et al.* Chromosome-level assembly of *Gymnocypris eckloni* genome. *Scientific Data*, 2022, **9**: 464. DOI: 10.1038/s41597-022-01595-w.
- [94] 赵凯. 青海湖及其邻近水系有裂腹鱼类的分子系统发育及系统地理学[学位论文]. 西安: 西北农林科技大学, 2005.
- [95] Ma XH, Dai W, Kang JL *et al.* Comprehensive transcriptome analysis of six catfish species from an altitude gradient reveals adaptive evolu-

- tion in Tibetan fishes. *G3 Genes|Genomes|Genetics*, 2016, **6**(1): 141-148. DOI: 10.1534/g3.115.024448.
- [96] Wang Y, Yang LD, Zhou K *et al.* Evidence for adaptation to the Tibetan Plateau inferred from Tibetan loach transcriptomes. *Genome Biology and Evolution*, 2015, **7**(11): 2970-2982. DOI: 10.1093/gbe/evv192.
- [97] Bowden TJ. Modulation of the immune system of fish by their environment. *Fish & Shellfish Immunology*, 2008, **25**(4): 373-383. DOI: 10.1016/j.fsi.2008.03.017.
- [98] Takayama S, Reed JC. Molecular chaperone targeting and regulation by BAG family proteins. *Nature Cell Biology*, 2001, **3**(10): E237-E241. DOI: 10.1038/ncb1001-e237.
- [99] Wang Y, Yang L, Wu B *et al.* Transcriptome analysis of the plateau fish (*Triplophysa dalaica*): Implications for adaptation to hypoxia in fishes. *Gene*, 2015, **565**(2): 211-220. DOI: 10.1016/j.gene.2015.04.023.
- [100] Jiang XM, Xie ZC, Chen YF. Longitudinal patterns of macroinvertebrate communities in relation to environmental factors in a Tibetan-Plateau river system. *Quaternary International*, 2013, **304**: 107-114. DOI: 10.1016/j.quaint.2013.02.034.
- [101] Liu F, Li MZ, Wang J *et al.* Species composition and longitudinal patterns of fish assemblages in the middle and lower Yarlung Zangbo River, Tibetan Plateau, China. *Ecological Indicators*, 2021, **125**: 107542. DOI: 10.1016/j.ecolind.2021.107542.
- [102] Liu C, Zhu LP, Wang JB *et al.* In-situ water quality investigation of the lakes on the Tibetan Plateau. *Science Bulletin*, 2021, **66**(17): 1727-1730. DOI: 10.1016/j.scib.2021.04.024.
- [103] 曹文宣. 珠穆朗玛峰地区的鱼类. 见: 中国科学院西藏科学考察队. 珠穆朗玛峰地区科学考察报告 1966—1968 生物与高山生理. 北京: 科学出版社, 1974: 75-91.
- [104] Zhang L, Zhang DM. The first Tibetan Plateau scientific expedition and research. *Chinese Science Bulletin*, 2019, **64**(27): 2763-2764. [张莉, 张冬梅. 孙鸿烈谈第一次青藏高原综合科学考察. 科学通报, 2019, **64**(27): 2763-2764.]

附表 I 裂腹鱼类在全世界的分布

Attached Tab. I The distribution of schizothoracine fishes in the world

物种名	分布	参考文献
1. 横口裂腹鱼 <i>Schizothorax plagiosomus</i> Heckel, 1838	西藏狮泉河、班公错；国外见于印度、巴基斯坦和阿富汗的印度河和赫尔曼德河上游	[1, 2]
2. 墨脱裂腹鱼 <i>Schizothorax molesworthi</i> Heckel, 1838	雅鲁藏布江下游及其支流和伊洛瓦底江上游支流；国外见于印度、尼泊尔、缅甸和不丹	[1, 3]
3. 少鳞裂腹鱼 <i>Schizothorax oligolepis</i> Huang, 1985	伊洛瓦底江水系的大盈江	[1]
4. 南方裂腹鱼 <i>Schizothorax meridionalis</i> Tsao, 1964	伊洛瓦底江水系的大盈江和龙川江	[1]
5. 独龙裂腹鱼 <i>Schizothorax dulongensis</i> Huang, 1985	伊洛瓦底江水系的独龙江	[1]
6. 细身裂腹鱼 <i>Schizothorax elongatus</i> Huang, 1985	伊洛瓦底江水系的大盈江	[1]
7. 吸口裂腹鱼 <i>Schizothorax myzostomus</i> Tsao, 1964	伊洛瓦底江水系的独龙江	[1]
8. 软刺裂腹鱼 <i>Schizothorax malacanthus</i> Huang, 1985	伊洛瓦底江水系的大盈江	[1]
9. 异齿裂腹鱼 <i>Schizothorax o'connori</i> Lloyd, 1908	西藏雅鲁藏布江水系	[1]
10. 短须裂腹鱼 <i>Schizothorax wangchiachii</i> Fang, 1936	乌江、金沙江、雅砻江	[1]
11. 齐口裂腹鱼 <i>Schizothorax prenanti</i> Tchang, 1930	大渡河和岷江水系	[1]
12. 长丝裂腹鱼 <i>Schizothorax dolichonema</i> Herzenstein, 1889	澜沧江、金沙江和雅砻江	[1]
13. 中华裂腹鱼 <i>Schizothorax sinensis</i> Herzenstein, 1889	嘉陵江上游及其支流	[1]
14. 细鳞裂腹鱼 <i>Schizothorax chongi</i> Fang, 1936	金沙江、岷江下游和长江干流上游	[1]
15. 昆明裂腹鱼 <i>Schizothorax grahami</i> Regan, 1904	金沙江下游各支流	[1]
16. 隐鳞裂腹鱼 <i>Schizothorax cryptolepis</i> Fu & Ye, 1984	长江水系的青衣江	[1]
17. 怒江裂腹鱼 <i>Schizothorax nukiangensis</i> Tsao, 1964	怒江水系	[1]
18. 光唇裂腹鱼 <i>Schizothorax lissolabiatu</i> s Tsao, 1964	怒江、澜沧江中上游、元江上游和南盘江上游	[1]
19. 异唇裂腹鱼 <i>Schizothorax heterochilus</i> Ye & Fu, 1986	长江水系的青衣江	[1]
20. 弧唇裂腹鱼 <i>Schizothorax curvilabiatu</i> s Wu & Tsao, 1992	雅鲁藏布江下游干支流及察隅河、丹巴曲	[4]
21. 中唇裂腹鱼 <i>Schizothorax curvifrons</i> Heckel, 1838	新疆塔里木河水系；国外见于印度、阿富汗和巴基斯坦等	[4, 5]
22. 宽口裂腹鱼 <i>Schizothorax euryostomus</i> Kessler, 1872	新疆西部和西亚中亚高原山区各河流	[4, 6]
23. 白体裂腹鱼 <i>Schizothorax leukus</i> Yang, Zhen, Chen & Yang, 2013	伊洛瓦底江水系的大盈江上游槟榔江	[7]
24. 银色裂腹鱼 <i>Schizothorax argentatus</i> Kessler, 1874	新疆伊犁河；国外见于哈萨克斯坦巴尔喀什湖和阿拉湖水系	[1, 6]
25. 伊犁裂腹鱼 <i>Schizothorax pseudoaksaiensis</i> Herzenstein, 1889	新疆伊犁河水系和喀拉沙尔河水系(属塔里木河水系)；国外见于哈萨克斯坦	[1, 6]
26. 小裂腹鱼 <i>Schizothorax parvus</i> Tsao, 1964	金沙江水系的云南丽江漾弓江	[1]
27. 宁蒗裂腹鱼 <i>Schizothorax ninglangensis</i> Wang, Zhang & Zhuang, 1981	云南和四川交界的泸沽湖	[1]
28. 小口裂腹鱼 <i>Schizothorax microstomus</i> Hwang, 1982	云南和四川交界的泸沽湖	[1]
29. 塔里木裂腹鱼 <i>Schizothorax biddulphi</i> Günther, 1876	新疆塔里木河水系	[1, 6]
30. 云南裂腹鱼 <i>Schizothorax yunnanensis yunnanensis</i> Norman, 1923	澜沧江中游	[1]
31. 保山裂腹鱼 <i>Schizothorax yunnanensis paoshanensis</i> Tsao, 1964	怒江水系的云南保山东河	[1]
32. 威宁裂腹鱼 <i>Schizothorax yunnanensis weiningensis</i> Chen, 1998	长江水系的贵州威宁草海	[1]
33. 大理裂腹鱼 <i>Schizothorax taliensis</i> Regan, 1907	云南洱海	[1]
34. 贡山裂腹鱼 <i>Schizothorax gongshanensis</i> Tsao, 1964	怒江上游	[1]
35. 巨须裂腹鱼 <i>Schizothorax macropogon</i> Regan, 1905	西藏雅鲁藏布江水系	[1]
36. 厚唇裂腹鱼 <i>Schizothorax labrosus</i> Wang, Zhuang & Gao, 1981	云南和四川交界的泸沽湖，新疆塔里木河及主要支流	[1, 6]
37. 长须裂腹鱼 <i>Schizothorax longibarbus</i> Fang, 1936	大渡河干流的中游峡谷河段	[1]
38. 四川裂腹鱼 <i>Schizothorax kozlovi</i> Nikolskii, 1903	金沙江和雅砻江	[1]
39. 重口裂腹鱼 <i>Schizothorax davidi</i> Sauvage, 1880	嘉陵江、沱江和岷江	[1]
40. 拉萨裂腹鱼 <i>Schizothorax waltoni</i> Regan, 1905	西藏雅鲁藏布江水系	[1]
41. 全唇裂腹鱼 <i>Schizothorax labiatus</i> McClelland, 1842	西藏狮泉河、班公错；国外见于印度、巴基斯坦、阿富汗和塔吉克斯坦	[1, 8]
42. 灰裂腹鱼 <i>Schizothorax griseus</i> Pellegrin, 1931	澜沧江、南盘江、北盘江和乌江	[1]

物种名	分布	参考文献
43. 澜沧裂腹鱼 <i>Schizothorax lantsangensis</i> Tsao, 1964	澜沧江中上游	[1]
44. 扁嘴裂腹鱼 <i>Schizothorax esocinus</i> Heckel, 1838	新疆塔里木河水系；国外见于阿富汗、巴基斯坦的印度河水系和赫尔曼德河水系	[2, 4, 6]
45. 重唇裂腹鱼 <i>Schizothorax barbatus</i> McClelland, 1842	新疆塔里木河水系；国外见于阿富汗	[6]
46. 完唇裂腹鱼 <i>Schizothorax integrilabiatu</i> s Wu et al., 1992	西藏墨脱西公湖及其周围山溪	[9]
47. 异鳔裂腹鱼 <i>Schizothorax heterophysallidos</i> Yang, Chen & Yang, 2009	南盘江流域上游	[10]
48. 北盘裂腹鱼 <i>Schizothorax beipanensis</i> Yang, Chen & Yang, 2009	北盘江上游支流	[10]
49. 裸腹裂腹鱼 <i>Schizothorax nudiventris</i> Yang, Chen & Yang, 2009	澜沧江上游及其支流	[10]
50. 奇异裂腹鱼 <i>Schizothorax heteri</i> Yang, Zhen, Chen & Yang, 2013	伊洛瓦底江水系的龙川江和大盈江	[7]
51. 鳞胸裂腹鱼 <i>Schizothorax lepidothorax</i> Yang, 1991	南盘江水系抚仙湖	[11]
52. 花斑裂腹鱼 <i>Schizothorax puncticulatus</i> Zhang, Zhao et Niu sp. nov.	雅砻江上游支流立曲	[12]
53. <i>Schizothorax macrophthalmus</i> Terashima, 1984	尼泊尔拉拉湖	[13]
54. <i>Schizothorax huegelii</i> Heckel, 1838	印度克什米尔	[14]
55. <i>Schizothorax kumaonensis</i> Menon, 1971	印度	[15]
56. <i>Schizothorax edeniana</i> McClelland, 1842	阿富汗喀布尔河流域	[8]
57. <i>Schizothorax microcephalus</i> Day, 1877	阿富汗、印度	[8]
58. <i>Schizothorax nasus</i> Heckel, 1838	印度和巴基斯坦	[14]
59. <i>Schizothorax nepalensis</i> Terashima, 1984	尼泊尔拉拉湖	[13]
60. <i>Schizothorax pelzami</i> Kessler, 1870	阿富汗、土库曼斯坦	[8]
61. <i>Schizothorax progastus</i> McClelland, 1839	印度、尼泊尔和不丹	[3, 5]
62. <i>Schizothorax prophylax</i> Pietschmann, 1933	土耳其埃利迪尔湖	[16]
63. <i>Schizothorax raraensis</i> Terashima, 1984	尼泊尔拉拉湖	[13]
64. <i>Schizothorax richardsonii</i> Gray, 1832	印度、锡金、不丹、尼泊尔、巴基斯坦和阿富汗的喜马拉雅区域	[3, 5]
65. <i>Schizothorax zarudnyi</i> Nikolskii, 1897	阿富汗和伊朗	[8]
66. <i>Schizothorax ramzani</i> Javed, Azizullah & Pervaiz, 2012	巴基斯坦	[17]
67. <i>Schizothorax skarduensis</i> Mirza & Awan, 1978	巴基斯坦	[18]
68. <i>Schizothorax saltans</i> Turdakov, 1955	吉尔吉斯斯坦塔拉斯河流域	[19]
69. <i>Schizothorax niger</i> Heckel, 1838	印度、巴基斯坦	[20]
70. <i>Schizothorax dainellii</i> Vinciguerra, 1916	巴基斯坦	[18]
71. <i>Schizothorax chivae</i> Arunkumar & Moyon, 2016	印度钦敦江	[21]
72. <i>Schizothorax sikurumensis</i> Jha, 2020	印度	[22]
73. <i>Schizocypris altidorsalis</i> Bianco & Bănărescu, 1982	伊朗	[23]
74. <i>Schizocypris brucei</i> Regan, 1914	巴基斯坦	[8]
75. <i>Schizocypris ladigesi</i> Karaman, 1969	阿富汗	[8]
76. 扁吻鱼 <i>Aspiorhynchus laticeps</i> Day, 1877	塔里木河水系	[1, 6]
77. 斑重唇鱼 <i>Ditychus maculatus</i> Steindachner, 1866	新疆和西藏；国外见于哈萨克斯坦、吉尔吉斯斯坦、塔吉克斯坦、巴基斯坦、印度和尼泊尔	[1, 2, 6]
78. 锥吻叶须鱼 <i>Ptychobarbus conirostris</i> Steindachner, 1866	西藏狮泉河、噶尔河；国外见于印度、巴基斯坦和克什米尔	[1, 2]
79. 双须叶须鱼 <i>Ptychobarbus dipogon</i> Regan, 1905	西藏雅鲁藏布江水系	[1]
80. 裸腹叶须鱼 <i>Ptychobarbus kaznakovi</i> Nikolskii, 1903	怒江、澜沧江和金沙江水系	[1]
81. 中甸叶须鱼 <i>Ptychobarbus chungtienensis chungtienensis</i> Tsao, 1964	云南中甸小中甸河、那亚河、碧塔海、属都海及雅砻江中上游干支流	[1, 24]
82. 格咱叶须鱼 <i>Ptychobarbus chungtienensis gezaensis</i> Huang & Chen, 1986	金沙江水系的云南中甸格咱河	[1]
83. 全裸裸重唇鱼 <i>Gymnoditychus integrigymnatus</i> Mo, 1989	伊洛瓦底江水系的龙川江	[1]
84. 新疆裸重唇鱼 <i>Gymnoditychus dybowskii</i> Kessler, 1874	新疆伊犁河水系、天山南坡准噶尔盆地诸水域、南疆开都河；国外见于中亚地区锡尔河、巴尔喀什湖支流上游、伊塞克湖等	[1, 6]
85. 厚唇裸重唇鱼 <i>Gymnoditychus pachycheilus pachycheilus</i> Herzenstein, 1892	长江水系和黄河水系	[1]

物种名	分布	参考文献
86. 渭河裸重唇鱼 <i>Gymnodiptychus pachycheilus weiheensis</i> Wang & Song, 1985	渭河上游支流	[25]
87. 软刺裸鲤 <i>Gymnocypris dobula dobula</i> Günther, 1868	西藏佩枯错	[1]
88. 软刺裸鲤截错龙错亚种 <i>Gymnocypris dobula chuoculongensis</i> Wa et al.	西藏截错龙湖	[9]
89. 高原裸鲤 <i>Gymnocypris waddelli waddelli</i> Regan, 1905	西藏南部的哲古错、珀莫错、莫特里湖、嘎罗维金马湖等	[1]
90. 高原裸鲤定结亚种 <i>Gymnocypris waddelli pingi</i> Tchnng et al.	西藏	[9]
91. 朋曲裸鲤 <i>Gymnocypris pengquensis</i> Tang, Feng, Wanghe, Li & Zhao, 2016	西藏朋曲	[26]
92. 松潘裸鲤 <i>Gymnocypris potanini potanini</i> Herzenstein, 1891	岷江上游和澜沧江水系	[1]
93. 硬刺松潘裸鲤 <i>Gymnocypris potanini firmispinatus</i> Wu & Wu, 1988	金沙江水系	[1]
94. 兰格湖裸鲤 <i>Gymnocypris chui chui</i> Tchang, Yueh & Hwang, 1964	西藏兰格湖	[1]
95. 兰格湖裸鲤长颌亚种 <i>Gymnocypris chui longimandibularis</i> Tsao et al.	西藏公珠错、玛法木错和兰嘎错	[9]
96. 花斑裸鲤 <i>Gymnocypris eckloni eckloni</i> Herzenstein, 1891	黄河水系	[1]
97. 斜口裸鲤 <i>Gymnocypris eckloni scolostomus</i> Wu et Chen, 1979	青海久治县逊木措湖	[1]
98. 祁连裸鲤 <i>Gymnocypris eckloni chilienensis</i> Li & Chang, 1974	甘肃河西走廊的石羊河、弱水和疏勒河等内陆水系	[1]
99. 青海湖裸鲤 <i>Gymnocypris przewalskii przewalskii</i> Kessler, 1876	青海湖及其湖周支流	[1]
100. 甘子河裸鲤 <i>Gymnocypris przewalskii ganzihonensis</i> Zhu et Wu, 1975	青海湖水系的甘子河	[1]
101. 纳木错裸鲤 <i>Gymnocypris namensis</i> Wu & Ren, 1982	西藏纳木错	[1]
102. 色林错裸鲤 <i>Gymnocypris selincuoensis</i> Chen & Cao, 2000	西藏色林错	[27]
103. 拉孜裸鲤 <i>Gymnocypris scleracanthus</i> Tsao, Wu, Chen & Zhu, 1992	西藏拉孜兰格湖	[4]
104. 尖裸鲤 <i>Oxygymnocypris stewartii</i> Lloyd, 1908	西藏雅鲁藏布江水系	[1]
105. 高原裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis stoliczkai stoliczkai</i> Steindachner, 1866	狮泉河、象泉河和喀拉喀什河（塔里木河水系）；国外见于中亚和西亚的广大地区	[1, 6]
106. 玛旁雍裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis stoliczkai maphamyumensis</i> Wu et Chu, 1979	西藏玛旁雍错水系	[1]
107. 班公湖裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis stoliczkai bangongensis</i> Wu et Zhu, 1979	西藏班公湖水系	[1]
108. 软刺裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis malacanthus malacanthus</i> Herzenstein, 1891	金沙江水系和雅砻江水系	[1]
109. 大渡软刺裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis malacanthus chengi</i> Fang, 1936	大渡河上游	[1]
110. 宝兴裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis malacanthus baoxingensis</i> Fu, Ding et Yesubsp	长江水系的青衣江上游	[28]
111. 柴达木裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis kessleri</i> Herzenstein, 1891	柴达木河水系的诺木洪河	[1]
112. 黄河裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis pylzovi</i> Kessler, 1876	黄河上游干流及支流	[1]
113. 温泉裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis thermalis</i> Herzenstein, 1891	唐古拉山的温泉	[1]
114. 拉萨裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis younghusbandi younghusbandi</i> Regan, 1905	雅鲁藏布江、朋曲河	[1]
115. 喜马拉雅裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis younghusbandi himalayensis</i> Tsao, 1974	西藏波曲河	[1]
116. 昂仁裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis younghusbandi wui</i> Tchang, Yueh et Hwang, 1974	西藏昂仁金湖	[1]
117. 拉萨裸裂尻鱼山南亚种 <i>Schizopygopsis younghusbandi shannaensis</i> Wu et al.	西藏南部的苏班西里河、东樟河以及山南各小型湖泊	[9]
118. 嘉陵裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis kialingensis</i> Tsao & Tun, 1962	嘉陵江水系	[1]
119. 前腹裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis anteroventris</i> Wu & Tsao, 1989	澜沧江水系上游干支流	[4]
120. 骨唇黄河鱼 <i>Chuanichia labiosa</i> Herzenstein, 1891	黄河上游	[1]
121. 极边扁咽齿鱼 <i>Platypharodon extremus</i> Herzenstein, 1891	黄河上游	[1]
122. 小头高原鱼 <i>Herzensteinia microcephalus</i> Herzenstein, 1891	金沙江上游	[1]

附录参考文献

- [1] 陈毅峰, 曹文宣. 裂腹鱼亚科鱼类. 见: 乐佩琦. 中国动物志·硬骨鱼·鲤形目(下卷). 北京: 科学出版社. 2000: 273-388.
- [2] Rafique M, Khan H. Distribution and status of significant freshwater fishes of Pakistan. *Records of the Zoological Survey of Pakistan*, 2012, **21**: 90-95.
- [3] Gurung DB, Dorji S, Tshering U *et al.* An annotated checklist of fishes from Bhutan. *Journal of Threatened Taxa*. 2013, **5**(14): 4880-4886. DOI:10.11609/JoTT.o3160.4880-6.
- [4] 武云飞, 吴翠珍. 青藏高原鱼类. 成都: 四川科学技术出版社, 1992.
- [5] Sarkar UK, Pathak AK, Sinha RK *et al.* Freshwater fish biodiversity in the River Ganga (India): changing pattern, threats and conservation perspectives. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2012, **22**(1): 251-272. DOI: 10.1007/s11160-011-9218-6.
- [6] 郭焱, 张人铭, 蔡林钢. 新疆鱼类志. 乌鲁木齐: 新疆科学技术出版社. 2012.
- [7] Yang J, Zheng LP, Chen XY *et al.* Description of two new species and revision of *Schizothorax* distributed in the Irrawaddy drainage area in China. *Zoological Research*, 2013, **34**(4): 361-367. [杨剑, 郑兰平, 陈小勇等. 伊洛瓦底江中国境内江段裂腹鱼属二新种描述及分类整理. 动物学研究. 2013; **34**(4): 361-367.]
- [8] Coad, BW. Native fish biodiversity in Afghanistan. *Iranian Journal of Ichthyology*, 2015, **2**: 227-234.
- [9] 西藏自治区水产局. 西藏鱼类及其资源. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [10] Yang J, Chen XY, Yang JX. The identity of *Schizothorax griseus* Pellegrin, 1931, with descriptions of three new species of schizothoracine fishes (Teleostei: Cyprinidae) from China. *Zootaxa*. 2009, **2006**: 23-40. DOI: 10.11646/zootaxa.2006.1.2.
- [11] Yang JX. The fishes of Fuxian Lake, Yunnan, China, with description of two new species. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 1991, **2** (3): 193-202.
- [12] 张春光, 杨军兴, 赵亚辉等. 金沙江流域鱼类. 北京: 科学出版社, 2019.
- [13] Terashima A. Three new species of the cyprinid genus *Schizothorax* from Lake Rara, northwestern Nepal. *Japanese Journal of Ichthyology*. 1984, **31**(2):122-135.
- [14] Menon AGK. Check list - fresh water fishes of India. Records of the Zoological Survey of India, Misc. Publ., Occas. Pap. No. 175, 1999.
- [15] Menon AGK. Taxonomy of fishes of the genus *Schizothorax* Heckel with the description of a new species from Kumaon Himalayas. *Records of the Zoological Survey of India*, 1971, **63**: 195-208.
- [16] Fricke RM. Bilecenoglu, Sari HM. Annotated checklist of fish and lamprey species (Gnathostoma and Petromyzontomorphi) of Turkey, including a Red List of threatened and declining species. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 2007, **706**: 1-172.
- [17] Javed MN. Azizullah. Pervaiz K. *Racoma ramzani*, a new snow carp (Teleostei: Cyprinidae: Schizothoracinae) from Pakistan. *Biologia*, 2012, **58** (1/2): 175-178.
- [18] Mirza MR. Checklist of freshwater fishes of Pakistan. *Pakistan Journal of Zoology*, 2003, (S3): 1-30.
- [19] Turdakov FA. Review of fish fauna of Talas River. Uchenye Zapiski Biologo Pouvennogo Fakul'teta, Kirgizskij Gosudartvennyj Universitet, 1955, **5**: 128-163.
- [20] Talwar PK, Jhingran AG. Inland fishes of India and adjacent countries. vol 1. A.A. Balkema, Rotterdam, 1991.
- [21] Arunkumar L, Moyon WA. *Schizothorax chivae*, a new schizothoracid fish from Chindwin basin, Manipur, India (Teleostei: Cyprinidae). *International Journal of Fauna and Biological Studies*. 2016, **3**(2):65-70.
- [22] Jha KK. *Schizothorax sikusirumensis* (Teleostomi: Cyprinidae: Schizothoracinae), a new fish species from river Sikusirum, Arunachal Pradesh, India. *Journal of Global Biosciences*. 2020, **9**(5): 7339-7351.
- [23] Esmacili HR, Coad B W, Gholamifard A *et al.* Annotated checklist of the freshwater fishes of Iran. *Zoosystematica Rossica*, 2010, **19**(2): 361-386.
- [24] 郭延蜀, 孙治宇, 何兴恒等. 四川鱼类原色图志. 北京: 科学出版社, 2021.
- [25] 王香亭. 甘肃脊椎动物志. 兰州: 甘肃科学技术出版社, 1991.
- [26] Tang YT, Feng CG, Wanghe KY *et al.* Taxonomic status of a population of *Gymnocypris waddelli* Regan, 1905 (Cypriniformes: Schizothoracinae) distributed in Pengqu River, Tibet, China. *Zootaxa*. 2016, **4126**(1): 123-137. DOI: 10.11646/zootaxa.4126.1.7.
- [27] Chen YF, He DK, Cai B. Status and sustainable utilization of fishery resources of Selincuo Lake, northern Tibet. *Biodiversity Science*, 2001, **9**(1): 85-89. [陈毅峰, 何德奎, 蔡斌. 色林错渔业生产的现状与可持续利用的对策. 生物多样性. 2001, **9**(1): 85-89.]
- [28] 余春瑾. 软刺裸裂尻鱼(*Schizopygopsis malacanthus*)三个亚种的分子系统发育研究[学位论文]. 成都: 四川大学, 2007.