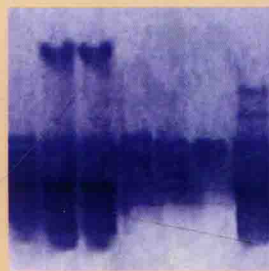
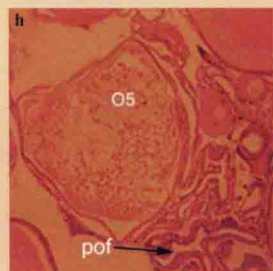
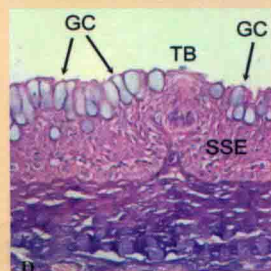
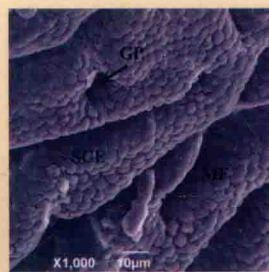
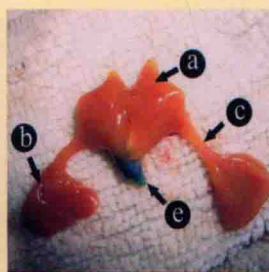


雅鲁藏布江黑斑原鲌 的生物多样性及养护技术研究

Studies on Biodiversity and Conservation Technology of *Glyptosternum maculatum* in the Yarlung Zangbo River

谢从新 马徐发 覃剑晖 等 著



科学出版社

本书的主要研究得到了国家自然科学基金“西藏黑斑原鲷种群结构与遗传多样性研究”(编号 30471324)和“西藏黑斑原鲷腹腔外肝的发生”(编号 30671595)的资助

雅鲁藏布江黑斑原鲷的生物 多样性及养护技术研究

谢从新 马徐发 覃剑晖 等 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书根据作者多年来研究所取得的大量第一手资料撰写而成。较为系统地介绍了黑斑原鲌的胚胎和仔稚鱼发育特征, 年龄鉴定材料及年轮特征、生长、摄食、繁殖等生物学特性; 渔获物年龄组成及捕捞对种群数量的影响; 血细胞的形态特征, 血液的生理生化特性; 细胞和生化遗传学特性, 基于不同分子标记的种群遗传多样性; 消化酶的理化性质及其活性; 特殊器官副肝的结构、个体发生过程及其在鲌科鱼类中的分布; 并在上述研究结果的基础上讨论了资源保护和合理利用技术。

本书可供水产院校渔业资源和水产养殖专业, 其他大专院校生物学或动物学专业的师生, 科研院所研究人员, 以及从事水产和动物学研究、生产和管理的有关人员参考使用。

图书在版编目(CIP)数据

雅鲁藏布江黑斑原鲌的生物多样性及养护技术研究/谢从新等著. —北京: 科学出版社, 2016.3

ISBN 978-7-03-047266-3

I. ①雅… II. ①谢… III. ①雅鲁藏布江-鲌科-生物多样性-研究
IV. ①Q959.483

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 025456 号

责任编辑: 罗 静 / 责任校对: 包志虹

责任印制: 肖 兴 / 封面设计: 北京阅阅盛世文化传媒有限公司

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京通州皇家印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2016 年 3 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2016 年 3 月第一次印刷 印张: 11 插页: 14

字数: 245 000

定价: 88.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

序

雅鲁藏布江是西藏自治区境内最大的一条河流。它发源于喜马拉雅山西段的杰马央宗冰川,沿藏南谷地自西向东流淌,流程 2000 余公里,然后在下游切过喜马拉雅山向南奔流,形成著名的“大拐弯”;出国境后称布拉马普特拉河。雅鲁藏布江的鱼类属于青藏高原鱼类区系,在海拔 2000 m 以上的中、上游,主要为鲤科的裂腹鱼亚科、鳅科的条鳅亚科高原鳅属和鲴科的原鲴属、褶鲴属。在下游墨脱江段,增加了一些鲤科的鲃亚科和野鲮亚科、条鳅亚科的条鳅属及裸吻鱼科等鱼类,而鲴科的种类更为丰富。

黑斑原鲴是生活于雅鲁藏布江中、上游的一种鲴科鱼类,以其肉肥味美而著名,近年来采用毒、炸等违法手段捕捞黑斑原鲴的现象愈演愈烈,使其资源遭受严重破坏,物种濒临灭绝,生存前景堪忧。华中农业大学水产学院谢从新教授率其团队的科技人员,克服高原气候恶劣和生活条件艰苦等诸多困难,坚持对黑斑原鲴生物学开展了多年的调查研究,用大量第一手资料撰写成书,实属难能可贵。该书涉及的范围很广,不但较为系统地记述了黑斑原鲴的年龄与生长、摄食、繁殖与早期生活史阶段形态及种群结构等生物学特征,而且对其器官组织学、血液生理生化、核型及遗传结构等作了介绍,最后还对资源保护方面的问题进行了讨论。这是继 1973 年《青海湖地区的鱼类区系和青海裸鲤的生物学》一书出版以来,又一本较详细研究青藏高原鱼类生物学的专著。除了这两本专著外,还有一些研究高原鱼类的论著中也零星介绍了某些种类的生物学特性。

在一部专著中,可以向读者提供很多信息和知识。我特别感兴趣的是有关高原鱼类繁殖生物学方面的资料,希望明确某种高原鱼类繁殖所需要的水温上限阈值、下限阈值的数据。因为青藏高原特有的鱼类起源和演化是对于高原隆升引起的气候变化的适应。对于鱼类来说,气候变化主要反映在水温的变化上,尤其是在鱼类早期生活史阶段,水温对鱼卵和仔鱼的正常发育及成活至关重要。本书告诉我们,黑斑原鲴繁殖要求的下限水温为 11℃,水温高于 15~16℃时鱼卵和仔鱼便大量死亡。

据 He 和 Meunier(1998)报道,鲴科鱼类和非洲平鳍鲴科(Amphiliidae)的 Doumeinae 亚科具有共同的祖先,起源于冈瓦纳古陆,通过分离出的印度次大陆板块漂移传至亚洲。由于印度板块插入欧亚板块下方,导致青藏高原隆升,并随之产生了适应于改变了的环境的新的生物类群。鲤科的裂腹鱼亚科是由原来就分布于青藏地区的鲃亚科鱼类演化而来,鲴科则是随印度板块带来的 Doumeinae 亚科鱼类演化而来。裂腹鱼属(*Schizothorax*)是裂腹鱼亚科中原始的属。据褚新洛(1979)报道,原鲴属(*Glyptosternum*)是鲴科鳊鲴鱼类中最原始的属。据初步掌握的资料,裂腹鱼属繁殖的下限水温大约在 10℃,如齐口裂腹鱼为 9℃,四川裂腹鱼为 13℃,黑斑原鲴繁殖下限水温为 11℃,与裂腹鱼属相近。原始的属出现时期早,当高原再度急剧隆升,水系变化后,它们可分布到距高原较远的地方。现在我们看到的同时分布有裂腹鱼属和原鲴属的河流,除雅鲁藏布江外,东有伊洛瓦底江,西有森格藏布河,西北有塔里木河,更西北甚至抵达咸海水系的阿姆河和锡

尔河。

这里又提出了一个问题：一般裂腹鱼属和原鲃属栖息地的海拔为 1500~2500 m，为什么唯独雅鲁藏布江 2000 m 以上至 4000 m 的干支流中，黑斑原鲃普遍分布，而裂腹鱼亚科的 3 个不同特化等级的属，在这里都可以见到。不同特化等级对高寒环境适应程度不同，如青海湖裸鲤繁殖的下限水温仅有 6℃，但是它们能共同分布在同一段江河中，与在其他江河见到的裂腹鱼不同特化等级的属呈现垂直分布差异的现象迥然不同。这可能要从藏南谷地多处温泉出露找原因，即在雅鲁藏布江中、上游，无论干流还是支流，甚至湿地，存在着地段性或区域性水温差异水域，能够为不同水温要求的鱼类提供所需的水温条件，成为适合它们生存的栖息地。正是由于这个原因，一些从内地运到西藏的鱼类，如鲤、鲫、泥鳅、麦穗鱼、黄鲂、草鱼、鲇等，因逃逸或放生进入雅鲁藏布江水系，常可捕获；现鲫、麦穗鱼、泥鳅等已能够在当地自然繁殖，建立种群，形成严重的生物入侵现象，这给雅鲁藏布江土著鱼类的保护添加了更大的困难。

这里要特别指出，作者在研究黑斑原鲃的内脏时，发现其肝脏的形态十分特殊。他们观察到，黑斑原鲃除了位于腹腔中肠道旁边的主肝外，还在腹腔前端两侧的肌肉与皮肤之间存在副肝，主肝与副肝组织学相同，并通过连接带彼此相连。进一步的研究发现副肝普遍存在于鳅鲃鱼类中。该书对副肝的发现和个体发生过程及其在鲃科鱼类中的发育情况作了较为详细的介绍。虽然目前对于副肝的功能尚未明了，有待后续工作的深入，但副肝存在这一事实确为一个新的发现，在鲃科鱼类的系统发育和动物地理学研究方面具有潜在的价值。

该书的出版将促进雅鲁藏布江土著鱼类的保护和黑斑原鲃的人工驯养，为青藏高原生物多样性保护作出贡献。

中国科学院院士



2015 年 6 月 23 日

前 言

雅鲁藏布江从海拔 5300 m 以上的喜马拉雅山脉中段北坡杰马央宗冰川发源,自西向东奔流于号称“世界屋脊”的青藏高原南部,沿途接纳年楚河、拉萨河、尼洋河等众多支流,经历了高原荒漠、严寒到植被茂密的亚热带和热带气候,于海拔 115 m 的巴昔卡流出国境,在中国境内长 2057 km。雅鲁藏布江不仅是世界上最高、海拔落差最大的河流,也是流域气候和河床形态变化最大的河流。雅鲁藏布江不仅孕育出源远流长、绚丽灿烂的藏族文化,也孕育出本地区特有的鱼类。

雅鲁藏布江现有鱼类 42 种和亚种,其中土著鱼类 30 种,外来鱼类 12 种。土著鱼类主要为鲤形目的裂腹鱼亚科和条鳅亚科高原鳅属,以及鲇形目鲃科鱼类,分别占雅鲁藏布江土著鱼类总数的 30.0%、23.3%和 26.7%。在雅鲁藏布江分布的 8 种鲃科鱼类中,7 种分布在雅鲁藏布江林芝以下江段,唯黑斑原鲃的分布范围直到海拔 4000 m 以上的谢通门江段。

自 1905 年 Regan 命名黑斑原鲃这个物种以来,中外科学家对包括黑斑原鲃在内的西藏鱼类进行了大量的调查研究,特别是新中国成立以后,我国鱼类学家克服高原恶劣的自然环境,在艰苦的条件下,对西藏地区的鱼类进行了大量的考察研究。在黑斑原鲃的生态环境、分类学、生物地理学、系统发育、生物学等诸方面取得了可喜的研究成果。这些研究成果为我们认识这个物种提供了丰富的资料。

作者于 2002 年初次进藏便被西藏独特的高原风光,特别是西藏特有的鱼类所吸引。此后,每年通过各种途径筹措经费,进藏开展鱼类生物学调查。十余年来,在林芝、拉萨、日喀则等地对雅鲁藏布江干流及其主要支流年楚河进行了考察,采集了大量研究样本,较为系统地调查研究了黑斑原鲃的生物和非生物环境、形态学、生物学、血液生理生化、遗传多样性、早期发育,在西藏自治区黑斑原鲃良种场成功进行了该鱼的规模化人工繁殖和苗种培育技术的研究。马徐发副教授参加了雅鲁藏布江水生生物调查,覃剑晖副教授多年坚持在西藏进行鱼类人工繁殖和苗种培育技术研究,水产学院李大鹏教授参加了人工繁殖生物学调查研究。博士研究生李红敬、熊冬梅、张惠娟、郭宝英,硕士研究生季强、许静、刘海平、薛芹、刘鸿艳等完成了大量的野外调查和室内分析工作,霍斌对生物学原始数据进行了重新分析整理。这些研究工作是编著本书的基础。本书由谢从新教授负责设计、汇总、修改、定稿。马徐发副教授、覃剑晖副教授和陈生熬老师负责全书的协调和管理工作。编写分工:由马徐发负责第一章和第三章第一节,霍斌和李红敬负责第二章、第三章第二节和第四章,熊冬梅负责第三章第三节和第四节,张惠娟负责第五章和第六章第三节,刘海平负责第六章第一节,刘鸿艳负责第六章第二节,郭宝英和薛芹负责第七章,覃剑晖负责第八章。

研究期间,国家自然科学基金委员会两次给予项目资金资助(项目编号:30471324 和 30671595)。中国科学院水生生物研究所曹文宣院士对我们的工作自始至终给予了热

情的关怀、鼓励和指导，曹先生在为本书作序时，耗费大量时间查阅有关文献，先生对科学问题的严谨是我们学习的楷模，谨表衷心感谢。西藏自治区农牧厅副厅长次真、水产处处长蔡斌、自治区畜牧总站书记和站长普布次仁、水产科科长格桑达娃、水产科副科长林少卿、高级畜牧师边巴次仁、自治区黑斑原鲌良种场尼玛次仁、西藏农牧学院动物科学学院院长强巴央宗等给予了极大的关心和支持，樊启学教授在人工繁殖上给予了必要的技术支持，在此一并致以衷心的感谢。

有关黑斑原鲌的研究论文主要发表在国外学术期刊和以学位论文的形式发表。近年来，随着雅鲁藏布江丰富水资源的开发利用提上议事日程，人们对雅鲁藏布江鱼类资源的关注程度日益上升。经常有关心西藏鱼类资源的同行来函索取西藏渔业资料，希望能够结集出版。编撰出版本书的目的是期望为保护和合理利用黑斑原鲌这一宝贵资源提供科学依据，使其为西藏经济建设跨越式发展服务。由于写作时间较短，有些内容还有待进一步充实，限于著者的学识水平，书中难免存在一些不足，诚望读者批评指正。

作 者

2015年10月19日

目 录

序

前言

第一章 研究简况	1
第一节 分类地位与地理分布	1
一、鲌科鱼类的分类与地理分布	1
二、原鲌属的分类与地理分布	2
第二节 生物学与细胞遗传学	3
一、生物学	3
二、细胞和生化遗传学	3
第三节 系统发育与生物地理学	4
一、系统发育	4
二、地理分布	5
第四节 资源保护与合理利用研究	6
一、西藏的捕捞业	6
二、资源现状	7
三、资源衰退原因	8
主要参考文献	9
第二章 年龄与生长	11
第一节 早期发育	11
一、受精卵	11
二、胚胎发育	11
三、仔稚鱼的发育	15
四、早期发育特点及对环境的适应	16
第二节 年龄	20
一、年轮特征	20
二、年龄鉴定	21
第三节 渔获物组成	24
第四节 生长特征	25
一、全长和体重的关系	25
二、脊椎骨半径与全长的关系	25
三、生长速度	28
四、生长模型	29
小结	31

主要参考文献	32
第三章 食物与消化生理	34
第一节 食物基础	34
一、浮游生物的群落结构和现存量	34
二、底栖生物的群落结构和现存量	38
三、鱼类资源	42
第二节 食物组成	43
一、摄食率和食物出现率	43
二、食物选择性	46
三、个体大小和栖息地对食物组成的影响	46
第三节 摄食和消化器官的形态学特征	48
一、消化道形态学特征	48
二、消化系统组织学结构	51
三、消化道超微结构	53
四、摄食器官与食物的适应性	55
第四节 消化酶	55
一、消化酶活性	55
二、消化酶的理化性质	58
三、年龄对消化酶活性的影响	66
小结	70
主要参考文献	71
第四章 繁殖生物学	74
第一节 性腺发育	74
一、精巢发育特征	74
二、卵巢发育特征	75
第二节 生殖力	76
一、个体生殖力	76
二、种群生殖力	80
第三节 产卵群体	80
一、初次性成熟年龄	80
二、副性征	81
三、产卵群体类型	81
第四节 产卵类型	82
一、性体指数的周年变化	82
二、卵径频数分布	83
第五节 繁殖习性	84
一、产卵场和产卵条件	84
二、产卵季节	84
三、产卵行为	85

小结	85
主要参考文献	85
第五章 特殊组织：副肝	87
第一节 特殊组织的发现	87
第二节 副肝的特性	87
一、解剖学特征	87
二、组织学特征	88
三、生化特性	89
四、主肝和副肝代谢相关基因的定量分析	91
第三节 副肝发生的形态学和组织学特征	94
一、发生过程的形态学特征	95
二、发生过程的组织学特征	95
第四节 鲮科鱼类的副肝	97
一、形态特征	97
二、肝比重	99
三、鲮副肝的发生机制及其意义	100
小结	104
主要参考文献	104
第六章 细胞遗传学和生化遗传学	107
第一节 染色体特征	107
第二节 同工酶	108
一、肌肉组织同工酶的遗传变异	108
二、不同组织同工酶表达和遗传变异	111
第三节 血液生理生化特性	120
一、生理指标	121
二、生化指标	121
三、血细胞的显微与超微结构	123
小结	126
主要参考文献	127
第七章 基于不同分子标记的遗传多样性分析	130
第一节 Cytb 标记	130
一、Cytb 基因单倍型	130
二、Cytb 基因单倍型种群内遗传多样性	133
三、Cytb 基因单倍型系统发育树	133
第二节 D-loop 标记	135
一、D-loop 控制区序列及其碱基组成	135
二、D-loop 控制区的种群内遗传多样性	137
三、D-loop 单倍型系统发育树的构建	138
第三节 AFLP 标记	138

一、群体遗传多样性	139
二、群体间的遗传分化	139
第四节 SSR 标记	140
一、微卫星 SSR 序列筛选及特征分析	140
二、微卫星 SSR 引物开发	141
三、群体遗传多样性	144
四、群体间遗传距离	145
小结	146
主要参考文献	147
第八章 资源利用现状与养护措施	149
第一节 种群动态	149
一、单位补充量模型	149
二、种群动态特征	152
第二节 资源变化原因和养护措施	155
一、资源变化原因	155
二、养护现状与养护措施建议	158
小结	163
主要参考文献	163

图版

第一章 研究简况

黑斑原鲃 *Glyptosternum maculatum*, 隶属鲇形目 Siluriformes, 鲃科 Sisoridae, 原鲃属 *Glyptosternum*, 别名有石扁头、巴格里、帕里尼阿 (Palinia, 藏语译音)、拉鲃、藏鲃等 (图 1-1)。在我国, 黑斑原鲃是一种仅生活在雅鲁藏布江流域的名贵经济鱼类。其肉质细嫩, 肉味鲜美, 深受广大群众喜爱。除了食用价值外, 还可入药。近年来由于过度捕捞、栖息地遭受破坏和非法渔业等, 黑斑原鲃种群数量下降很快, 而且还在继续减少, 已被列为濒危种 (西藏自治区水产局, 1995; 汪松和解焱, 2009)。

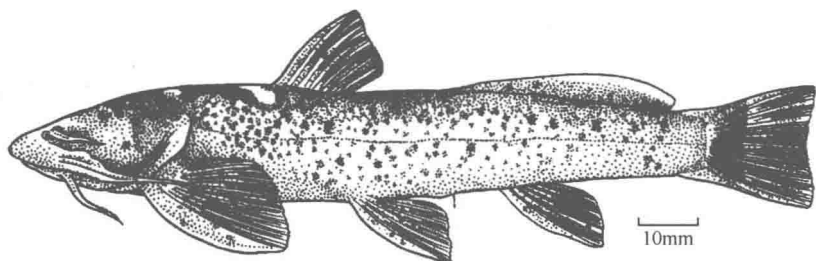


图 1-1 黑斑原鲃外部形态 (依武云飞和吴翠珍, 1991)

Fig. 1-1 External feature of *G. maculatum* (quoted from Wu and Wu, 1991)

第一节 分类地位与地理分布

一、鲃科鱼类的分类与地理分布

鲃科 (Sisoridae) 是由 Regan 于 1911 年建立的 (褚新洛等, 1999)。鲃科鱼类具有以下特征: 背鳍短, 具 6~7 分枝鳍条, 位于腹鳍之前。臀鳍短, 具 4~9 分枝鳍条。胸鳍平展, 具或不具硬刺。前后鼻孔紧靠, 其间有瓣膜相隔, 瓣膜延长成鼻须。颌须 1 对, 须须 2 对。齿生上颌和下颌, 腭骨无齿。鳃盖条 5~12。胸部具或不具吸着器。鳃分左、右两室, 包于骨囊。鲃科是亚洲鲇形目鱼类最大和最分化的科之一, 共有 17 属 112 种 (Nelson, 2006)。主要分布在中国西南地区 and 印度东部 (de Pinna, 1996)。我国鲃科鱼类有 12 属 50 余种 (莫天培和褚新洛, 1986; 丁瑞华等, 1991; 武云飞和吴翠珍, 1991; 周伟和褚新洛, 1992; 何舜平, 1996; 褚新洛等, 1999; 林义浩, 2003)。

我国的 12 属鲃科鱼类分别是鲃属 *Bagarius*、黑鲃属 *Gagata*、纹胸鲃属 *Glyptothorax*、褶鲃属 *Pseudecheneis*、平唇鲃属 *Parachiloglanis*、原鲃属 *Glyptosternum*、石爬鲃属 *Euchiloglanis*、鲃属 *Pareuchiloglanis*、凿齿鲃属 *Glaridoglanis*、异齿鳅属 *Oreoglanis*、拟鳅属 *Pseudexostoma* 和鳅属 *Exostoma*, 主要分布于福建、湖北、湖南、广东、广西、四川、贵州、云南、西藏、陕西、青海等地 (褚新洛等, 1999)。我国的鲃科鱼类可分为两个自

然类群,即鳅鲃鱼类(glyptosternoid catfishes)和非鳅鲃鱼类(non-glyptosternoid catfishes)(褚新洛, 1979; Hora and Silas, 1952)。其中, 原鲃属、石爬鲃属、鲃属、凿齿鲃属、异齿鳅属、拟鳅属和鳅属等属为鳅鲃鱼类; 鲃属、黑鲃属、纹胸鲃属、褶鲃属为非鳅鲃鱼类。鳅鲃鱼类在形态上的特征是没有胸吸着器, 胸鳍、腹鳍水平展开, 第一根鳍条完全分节或在外缘生出许多软骨细条, 被外表皮所裹, 在腹面看到的是许多与分节或软骨细条大致对应的横纹皱褶, 具有附着功能, 以适应流水环境(褚新洛, 1979)。

二、原鲃属的分类与地理分布

Regan (1905) 首次描述了采自拉萨的黑斑原鲃, 定名为 *Parexostoma maculatus*。这是所知有关黑斑原鲃最早的报道, Lloyd (1908) 将其定名为 *Parexostoma stoliczkae*; Hora (1923) 依据西藏江孜采到的标本将学名订正为 *Glyptosternum maculatum*, 沿用至今。其中文名先后称为藏鲃(张春霖等, 1964)和黑斑原鲃(伍献文等, 1981), 后者作为正式中文学名沿用至今。现今, 在西藏人们习惯称之为藏鲃和拉鲃。

原鲃属已知有网纹原鲃(*G. reticulatum*)、连鳍原鲃(*G. akhtari*)和黑斑原鲃3个种, 网纹原鲃主要分布于印度、阿富汗、巴基斯坦和乌兹别克斯坦等国境内的印度河上游、喀布尔河上游、阿姆河和锡尔河(褚新洛, 1979; Talwar and Jhingran, 1991; Walker and Yang, 1999)。连鳍原鲃主要分布于阿富汗巴米安河(褚新洛, 1979)。黑斑原鲃分布于印度境内的布拉马普特拉河(Brahmaputra, 雅鲁藏布江进入印度后的称谓)和 Skili 河(Talwar and Jhingran, 1991; Kapoor et al., 2002), 以及我国的雅鲁藏布江水系(张春霖等, 1964; 伍献文等, 1981; 成庆泰和郑葆珊, 1987; 武云飞和吴翠珍, 1991; 褚新洛等, 1999; Regan, 1905; Lloyd, 1908)。黑斑原鲃在国内的分布海拔从墨脱的 800 m 左右直到谢通门以上江段的 4200 m 以上(西藏自治区水产局, 1995), 是雅鲁藏布江分布的 8 种鲃科鱼类中唯一分布到海拔 4200 m 日喀则以上江段的种类(图 1-2)。学者认为黑斑原鲃在地理分



图 1-2 黑斑原鲃在我国的分布(依西藏自治区水产局, 1995)

Fig. 1-2 Distribution of *G. maculatum* in China (quoted from the Fishery Administration of Tibetan Autonomous Region, 1995)

布上属于华南区 (South China region) 的怒澜亚区 (Nukiang-Lanchang subregion) (李思忠, 1981), 为中印山区复合体 (China-Indian mountain complex) 的种类 (武云飞和谭齐佳, 1991)。

第二节 生物学与细胞遗传学

一、生物学

黑斑原鲃喜居于急流水中的石下和隙间 (褚新洛等, 1999), 有的也栖居于沙地、水流缓慢的河流中。在流速慢的生境中, 鱼类有更大的活动范围, 但更易被敌害发现和高海拔地区受强烈太阳辐射而机体受到伤害。对此, 它们一方面利用灰褐的体色并杂以黑斑来模拟环境的色调, 另一方面发展夜间活动的习性, 这样既增加了活动范围, 又避免了不利的影响 (褚新洛, 1979)。

黑斑原鲃通过在石缝里游动搜索和贴附在石面上以铲刮的方式觅食, 主要以底栖环节动物和昆虫幼虫为食。黑斑原鲃在每年 3~5 月进行繁殖, 产卵于缓流的石缝中或在砂石底质的河道中; 卵沉性, 散落在砂石间隙, 孵化后就地发育成长。生命周期在比较狭窄的区域内完成, 这是为了保证种的繁衍对特定环境的适应 (褚新洛, 1979; 西藏自治区水产局, 1995; 褚新洛等, 1999)。

丁城志等 (2010) 通过组织切片法和性体指数 (GSI) 的周年变化分析, 查明黑斑原鲃繁殖时间集中在 5~6 月, 每年繁殖一次, 繁殖之后的 6~8 月卵巢从 VI 期回复到 III 期, 9 月卵巢发育到 IV 期越冬。雄性最小性成熟 (精巢 IV 期) 个体体长 141.7 mm, 体重 45.2 g, GSI 1.09%; 雌性最小性成熟 (卵巢 IV 期) 个体体长 146.8 mm, 体重 66.7 g, GSI 11.52%, 相应年龄均为 5 龄。初次性成熟年龄 (L_{50}) 雄性为 7 龄, 相应体长 170.11 mm; 雌性为 5 龄, 相应体长 150.2 mm。卵径分布频率显示, 卵巢中至少存在两批卵径, 据此认为卵巢发育类型为分批同步型, 产卵类型为完全同步产卵。其绝对繁殖力为 525~2058 粒。李红敬等 (2008) 根据卵径分布频数图推断, 黑斑原鲃为不分批产卵鱼类; 个体绝对生殖力 141~2162 粒, 平均 727 粒。

二、细胞和生化遗传学

黑斑原鲃染色体数为 $2n = 48$ (余先觉等, 1989)。任修海等 (1992) 对黑斑原鲃的染色体组型及 NOR 单倍性的研究结果表明, 其核型为 $2n = 48 = 28m + 12sm + 8st$, $NF = 88$ 。黑斑原鲃核型的一个显著特征是中位着丝粒及亚中位着丝粒染色体占绝大多数, 而只具有很少的亚端位着丝粒染色体。任修海等 (1992) 认为, 在已有报道核型的鲃科鱼类中, 黑斑原鲃是最为进化和特化的类型。而武云飞等 (1999) 的研究结果则是, 黑斑原鲃核型为 $2n = 20m + 12sm + 10st + 6t$, $NF = 80$, 中位着丝粒染色体少, 端位和亚端位着丝粒染色体多。同时指出黑斑原鲃不同居群的核型公式会有所差别。我们通过 PAGE 电泳技术分析了从雅鲁藏布江谢通门江段、拉萨河和尼洋河支流取样的黑斑原鲃群体的 14 种组织同工酶, 结果表明, 黑斑原鲃不同地理群体生化遗传差异不显著, 同工酶表达具有组织特异性和多态性较高等特点。

第三节 系统发育与生物地理学

一、系统发育

de Pinna (1996) 将鲀科鱼类分为两支：一支为（鲀属 *Bagarius*, (真鲀属 *Sisor*, (南鲀属 *Nangra*, 黑鲀属 *Gagata*)))；另一支为（纹胸鲀属, (褶鲀属, “鰐鲀鱼类 *glyptosternoids*”))。Ng (2006) 分析了 109 种鲀科鱼类的 1561 个形态学和分子学 (COI 和 RAG2) 特征, 得出了与 de Pinna (1996) 类似的结果, 亦将鲀科鱼类分为两支: 纹胸鲀亚科 (*Glyptosterninae*) 和真鲀亚科 (*Sisorinae*)。我国学者利用线粒体细胞色素 *b* 和 16S rRNA 基因序列对我国鲀科鱼类系统发育关系的研究表明, 鲀科是一个单系群, 由 (黑鲀属, (鲀属, 纹胸鲀属)) 与 (褶鲀属, 鰐鲀鱼类) 两支构成 (郭宪光等, 2004; Guo et al., 2005)。

褚新洛 (1979) 综合鰐鲀鱼类的形态特征和地理分布建立了鰐鲀鱼类演化谱系。He (1996) 以鲀属和纹胸鲀属为外类群, 利用 60 种骨骼特征重建了鰐鲀鱼类的系统关系, 得出如下结论: ①13 个共同离征表明鰐鲀鱼类是一个单元类群, 原鲀属是鰐鲀鱼类中最原始的一个属, 具有很多祖征; ②鰐鲀鱼类的许多外部特征如唇后沟和口吸盘, 曾被作为系统分类特征并建立进化树, 它们与基于骨骼性状建立的系统发育关系并不一致, 是生态适应的结果; ③鰐属、凿齿鲀属、拟鰐属、异齿鰐属所具有的一系列衍生性状 (例如, 具有口吸盘和连续的唇后沟) 都是趋同特征; ④鲀属并不是单系群, 只有将拟鰐属、异齿鰐属加入后才形成单系群。李旭 (2006) 检视了 6 属 24 种鰐鲀鱼类, 并选取其中 21 种, 综合比较了外部可量、可数性状和形态特征, 以及内部的肌肉和骨骼特征, 从中选取了 120 个稳定特征做系统发育分析, 结果表明, 鰐鲀鱼类形成一自然类群; 原鲀属鱼类为最原始的种类, 石爬鲀属种类的原始程度次之。王伟等 (2003) 利用 RAPD 技术, 就 4 种鲀科鱼类 (巨鲀 *Bagarius yarrelli*、福建纹胸鲀 *Glypothorax fukiensis fukiensis*、黑斑原鲀和青石爬鲀 *Euchiloglanis davidi*) 对鰐鲀鱼类的单系性做了初步研究, 结果表明, 鰐鲀鱼类是一个单系类群, 其中原鲀属是一个原始的类群, 代表鰐鲀鱼类的黑斑原鲀和青石爬鲀来自两个不同的祖先, 是一个特化类群而非原始类群。Peng 等 (2004) 测定了 10 属 19 种鲀科鱼类的线粒体 *Cytb* 基因序列, 并采用 Bayesian 方法和最大似然法 (maximum likelihood, ML) 构建鲀科鱼类系统发育, 结果显示, 鰐鲀鱼类形成一单系类群, 并且原鲀属位于鰐鲀鱼类的基部位置。Peng 等 (2006) 用两个线粒体基因 *Cytb*、*ND4* 和一个核基因 *rag2* 对 11 属鲀科鱼类构建了系统发育树。结果显示, 鰐鲀鱼类是一个单系群, 凿齿鲀属鱼类位于鰐鲀鱼类的基部。郭宪光等 (2004) 基于线粒体 DNA 16S rRNA 基因部分序列, 对中国鲀科鱼类 10 属 9 种鰐鲀鱼类和 6 种非鰐鲀鱼类的分析结果表明, 鰐鲀鱼类可能不是一个单系群。Guo 等 (2005) 用线粒体 *Cytb* 和 16S rRNA 基因序列检验了 11 属 17 种鲀科鱼类的系统发育关系, 并运用扩散——隔离分化分析 (DIVA)、加权的祖先分布区域分析 (WAAA) 和分子钟校正等方法来检验关于鰐鲀鱼类的相互冲突的隔离分化和扩散生物地理学两种假设。结果表明: ①鲀科鱼类形成一个单系, 包括两个分支, 即 (黑鲀属, (鲀属, 纹胸鲀属)) 和 (鰐鲀鱼类, 褶鲀属); ②鰐鲀鱼类是一个单系群, 其中原鲀属、凿齿鲀属和鰐属 3 个属处于基部位置; ③支持基于形态数据的假设, 褶鲀属是

鳅鱼类的姐妹群；④目前定义的鲃属鱼类不是一个单系，亟待重新订正；⑤与以前的假设一致，青藏高原的隆升对鲃科鱼类的物种形成和分化有重要影响；⑥综合隔离分化和扩散理论的进化场景可以解释鳅鱼类的分布格局。

褶鲃属在整个鲃科鱼类系统发育中所处的位置一直存在争议。褚新洛（1982）在缺乏平吻褶鲃（*P. paviei*）骨骼材料的情况下，对褶鲃属系统发育的研究结果表明，褶鲃属[黄斑褶鲃、无斑褶鲃（*P. immaculatus*）、平吻褶鲃和间褶鲃]为一个单系群；平吻褶鲃与间褶鲃，黄斑褶鲃与无斑褶鲃分别为姐妹群。Zhou 和 Zhou（2005）对现有褶鲃属系统发育研究的结果支持褶鲃属是单系群这一结论，并将其分为两支：一支为间褶鲃和平吻褶鲃；另一支为黄斑褶鲃、无斑褶鲃和似黄斑褶鲃（*P. sulcatoides*）。周用武等（2007）则提出间褶鲃应为平吻褶鲃的同物异名。

de Pinna（1996）认为褶鲃属是鳅鱼类的姐妹群，基于 *Cytb* 和 16S rRNA 用 Bayesian 构建的鲃科鱼类系统发育树（Guo et al., 2005）和 Ng（2006）的研究结果均支持这一结论。郭宪光等（2004）的研究表明，16S rRNA 基因部分序列的分子数据不支持褶鲃属与鳅鱼类构成姐妹群关系，认为褶鲃属与凿齿鲃属可能构成姐妹群关系。Guo 等（2007）基于 S7 核糖体蛋白（rpS7）基因和线粒体 *Cytb* 构建的 10 属鲃科鱼类系统发育树显示，褶鲃属处于凿齿鲃属和原鲃属中间位置。

从上述研究结果可以看出，关于鲃科鱼类的系统发育尚存在争议。这些争议是由多方面原因引起的，可能涉及研究方法、选用的特征和标记是否合理、用于研究的物种的数量、选用的外类群等，如基于形态学特征建立的鳅鱼类的系统发育主要依据唇、齿型和齿带等形态特征，并用胸鳍、鳃孔和颌须为辅助依据，但鳅属的齿高度特化（褚新洛，1979），许多外部特征如唇后沟和口吸盘，都是趋同特征，是生态适应的结果，并不能明确其亲缘关系，在研究系统发育中没有使用共同离征来定义该类群，也没有使用特征矩阵建立系统发育关系（何舜平等，2001）。

在鲃科鱼类的系统发育上，无论是形态学方法还是分子生物学方法都存在一定的局限性。筛选更多和更能反映鱼类系统发育的特征和标记是系统发育研究的一个重要任务。

二、地理分布

关于鲃科鱼类地理分布格局的研究主要集中在鳅鱼类中。鳅鱼类整个分布区东至我国贵州、广西，北至我国西藏、四川，南至老挝、越南，西至印度、缅甸、尼泊尔直至阿富汗和前苏联等国，其中以我国云南分布的属、种最为丰富。鳅鱼类的分布呈现由东向西逐渐特化的水平变化规律；鳅鱼类分布最为广泛，上述地区的各大型水系中均有分布；原鲃属与平唇鲃属仅分布于雅鲁藏布江；异齿鳅属分布于澜沧江以西，拟鳅则分布于怒江以西；凿齿鲃属与鳅属共同分布于雅鲁藏布江和伊洛瓦底江，而石爬鲃属则仅分布于金沙江（褚新洛，1979；褚新洛等，1999；丁瑞华，2003）。

李恒和龙春林（1999）根据高黎贡山处于向北推进过程中的事实，推断鲃科鱼类起源于热带；而中国鲃科鱼类实际的地理分布区主要为亚热带和温带气候，以此推断鲃科鱼类的演化有可能是单向性的，即由热带向亚热带、温带演化推进。

一个客观的动物地理区划单元都与特定地质年代发生的特殊地质地理活动直接相关

(陈宜瑜和刘焕章, 1995)。由于晚新生代青藏高原的急剧隆升和全球性的气候变冷, 产生了东洋区和古北区的分化, 这也是青藏高原地区特有鱼类分化的原因(陈宜瑜等, 1996)。目前对鳊鲃鱼类的地理分布主要有 3 种解释。

第一种观点认为鳊鲃鱼类的起源中心位于东喜马拉雅地区(Hora and Silas, 1952), 但无法指出确切的地点, 亦未能详细勾绘出该类群的散布路线。

第二种观点以鳊化石的地质年代为基础, 推测鳊鲃鱼类可能出于晚上新世, 并指出鳊鲃鱼类的起源中心在西藏东南部。金沙江形成后, 类似原鲢的祖先向东扩散至川西、滇北, 在更新世出现属级阶元的分化。随后, 再向四川东部、云南西南部扩散, 随云南各水系向滇西逐渐隔离。鳊类的出现应伴随喜马拉雅山脉的最后一次抬升, 其发生中心可能在云南西北部澜沧江以西, 并沿喜马拉雅山脉南坡向西推进, 随水系向南扩散(褚新洛, 1979)。

第三种观点认为, 鳊鲃鱼类最早的祖先在早更新世就已广泛分布于青藏高原夷平面, 到了青藏高原第一次隆升时, 原鲢类的祖先形成, 基本保持了原来的分布格局; 第二次隆升形成了类石爬鲢祖先, 仅分布于东喜马拉雅地区(即横断山区); 而第三次隆升造成东喜马拉雅地区类石爬鲢祖先先后被隔离在金沙江、澜沧江、怒江、元江、珠江和伊洛瓦底江中。在东喜马拉雅地区的鳊鲃鱼类的特化顺序代表着这些河流的隔离顺序(He et al., 2001)。

后两种观点反映出鳊鲃鱼类的分布格局及不同阶元的分化与青藏高原的隆升有着密不可分的关系。鳊鲃鱼类的分化不仅体现在各大水系之间, 也体现在同一水系的不同支流或上下游之间。所以, 该类群的分化既包括了自然阻碍形成导致的分类阶元的隔离分化(vicariance)过程, 也包括了同一阶元在同一水系扩散分化(dispersal)的生态适应过程。这两个过程的交织, 使得该类群的分化和分布异常复杂。目前, 鳊鲃鱼类的地理分布还不尽完善, 尽可能收全现生种类, 从形态和分子生物学两个方面深入研究, 探讨它们的起源、分化和地理分布格局仍然十分重要(周伟等, 2005)。

第四节 资源保护与合理利用研究

黑斑原鲢肉质细腻, 肉味鲜美, 加之来自天然水域, 被视为天然有机食品, 除了食用外, 黑斑原鲢几乎全身可入药。据《中国药用动物志》记载, 其鲜胆汁适量涂敷及点眼, 具解毒、消肿和退翳明目功能, 主治疮疡肿毒、烫火伤及目生翳障; 鲢骨研粉或烧成炭研末适量内服或鲜品适量熬汤, 每日两次, 具健脾开胃和利水消肿功能, 主治消化不良和水肿; 鲢肉焙干研末, 或鲜肉适量炖食, 主治脾虚食少、消化不良和月经不调(中国药用动物志协作组, 1983)。因此, 黑斑原鲢深受消费者欢迎, 每年大量通过空运销往内地。近 10 年来, 由于资源量下降, 黑斑原鲢在拉萨市场的销售价格涨了 10 倍以上。一方面反映出其受消费者欢迎的程度, 另一方面反映了在长期捕捞压力下, 资源量出现明显的下降。

一、西藏的捕捞业

西藏河流湖泊众多, 鱼类资源十分丰富, 但大多数藏族人不吃鱼的, 这主要是受