

中国多刺鱼属物种的分布现状

王英男 郭宝成*

中国科学院动物研究所, 动物进化与系统学院重点实验室 北京 100101

摘要: 多刺鱼属 (*Pungitius*) 隶属于刺鱼科 (Gasterosteidae), 广泛分布于北半球水体中。由于趋同进化和种间频繁的杂交, 使得该属物种的系统发育关系和分类有效性仍然存在争议。本文简要梳理了多刺鱼属物种的分类沿革及分布情况, 并对全球尤其是中国的多刺鱼属鱼类的系统发育关系和生物地理分布进行了验证。本文进一步证实了 Wang 等 (2021) 的研究结果: 在中国可能存在 4 个多刺鱼物种, 包括中华多刺鱼 (*P. sinensis*)、短多刺鱼 (*P. kaibarae*)、巴氏多刺鱼 (*P. bussei*) 和黑龙江多刺鱼 (*P. stenurus*); 其中, 中华多刺鱼存在 2 个不同的谱系。本文也建议保护和管理部门在计划人工放流时应同时依据物种的分子鉴定结果, 以便更科学和高效地进行多刺鱼属鱼类的人工放流和物种保护。

关键词: 多刺鱼; 中国; 分类; 谱系生物地理

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2022) 05-787-12

Distribution Status of *Pungitius* Sticklebacks in China

WANG Ying-Nan GUO Bao-Cheng*

Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: *Pungitius* sticklebacks (Gasterosteidae) widely distributed across the Northern Hemisphere. Phylogenetic relationships and taxonomic validity of different species and/or populations remain contentious due to convergent evolution and frequent hybridization among the *Pungitius* sticklebacks. Here, we briefly reviewed the taxonomic history and distribution of the genus *Pungitius*, and verified the phylogenetic relationships and phylogeography of the genus from around the world, especially from China. This paper further confirmed the findings of Wang et al. (2021), i.e., there may be four species of *Pungitius* sticklebacks in China, including *P. sinensis*, *P. kaibarae*, *P. bussei*, and *P. stenurus*, among which the *P. sinensis* has two different lineages. We also suggested conservation and management authorities dealing with sticklebacks should resort to molecular species identification when planning translocations in order to more scientific and efficient artificial release and protection of sticklebacks.

Key words: *Pungitius*; China; Taxonomy; Phylogeography

基金项目 国家自然科学基金项目 (Nos. 32161160321, 31672273, 32022009);

* 通讯作者, E-mail: guobaocheng@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 王英男, 男, 博士; 研究方向: 鱼类进化与基因组学; E-mail: wangyingnan@ioz.ac.cn

收稿日期: 2021-11-01, 修回日期: 2022-06-01 DOI: 10.13859/j.cjz.202205016

1 多刺鱼属 (*Pungitius*) 鱼类的分类及全球分布概述

多刺鱼属是刺鱼科 (Gasterosteidae) 物种多样性最高的属, 广泛分布于北半球水草丰富的池塘、湖泊和溪流中, 有些群体也分布于近岸海水中, 这些海水群体在繁殖季节会溯河洄游产卵 (Eschmeyer et al. 2016); 雄鱼具有筑巢、孵化、护幼并为受精卵通气的习性 (Breder et al. 1966)。截至目前该属有 12 个形态分类学物种被承认 (Eschmeyer et al. 2016): 九刺鱼 (*P. pungitius* Linnaeus 1758)、乌克兰多刺鱼 (*P. platygaster* Kessler 1859)、希腊多刺鱼 (*P. hellenicus* Stephanidis 1971)、光尾多刺鱼 (*P. laevis* Cuvier 1829)、普瓦特万多刺鱼 (*P. vulgaris* Mauduyt 1848)、中华多刺鱼 (*P. sinensis* Guichenot 1868)、短多刺鱼 (*P. kaibarae* Tanaka 1915)、巴氏多刺鱼 (*P. bussei* Warpachowski 1888)、波利氏多刺鱼 (*P. polyakovi* Shedko, Shedko & Pietsch 2005)、库页岛多刺鱼 (*P. tymensis* Nikolskii 1889)、黑龙江多刺鱼 (*P. stenurus* Kessler 1876) 和 *P. modestus* (Matsumoto, Matsuura & Hanzawa 2021)。

早期研究人员认为, 该属仅包含 2 到 3 个物种, 其余则是亚种或具有表型差异的群体 (Wootton 1976, Keivany et al. 2004)。Keivany 等 (1996) 证实希腊多刺鱼为有效种, 该种仅分布于希腊; 并承认多刺鱼属包含 3 个物种, 即九刺鱼、乌克兰多刺鱼和希腊多刺鱼。九刺鱼是该属最广布的物种, 环北极分布于北美的北冰洋、大西洋流域、阿拉斯加太平洋沿岸及五大湖流域; 欧洲北部沿海地区, 从荷兰到俄罗斯北部、包括挪威南部和波罗的海流域, 以及斯堪的纳维亚半岛东部内陆地区, 向东延伸至西伯利亚和日本 (Page et al. 1991, Kottelat et al. 2007)。乌克兰多刺鱼一直以来都被认为是一个有效种 (Nelson 1971, Wootton 1984, Haglund et al. 1992, Keivany 1996), 分布于希

腊、吉尔吉斯斯坦、哈萨克斯坦及汇入黑海、里海和咸海北岸的河流 (Svetovidov 1964, Coad 1981, Bobori et al. 2001, Kottelat et al. 2007)。Haglund 等 (1992) 根据等位酶变异提出九刺鱼复合体包含 3 个分支: 九刺鱼、中华多刺鱼和北美多刺鱼 (*P. occidentalis*)。中华多刺鱼主要分布于中国、日本、朝鲜半岛、库页岛以及堪察加半岛 (Masuda et al. 1984, Bogutskaya et al. 1997, Reshetnikov et al. 1997), 其中的几个亚种随后逐渐被提升为独立物种 (Kim et al. 2002, Bogutskaya et al. 2008), 包括分布于中国、朝鲜半岛、日本本州雄物川 (Omonogawa) 和最上川 (Mogamigawa) 以及俄罗斯东南部的短多刺鱼 (Takahashi et al. 2001, Bae et al. 2015), 分布于黑龙江及兴凯湖流域的巴氏多刺鱼 (Bogutskaya et al. 2008, Takahashi et al. 2016) 和仅在中国呼伦湖有分布记录的黑龙加多刺鱼 (Eschmeyer et al. 2016)。而北美多刺鱼普遍被认为是九刺鱼在北美的亚种或不同群体 (Ayvazian et al. 1992, Keivany 1996, Keivany et al. 2000, Aldenhoven et al. 2010, Nathan et al. 2011)。Berg (1949) 基于骨板是否缺失将光尾多刺鱼认定为有效种, 但 Gross (1979) 和 Wootton (1984) 则认为其只是一个亚种, 后来又被认定为独立物种 (Eschmeyer 1998), 该种分布于从荷兰到法国加仑河流域的西欧沿海地区 (Kottelat et al. 2007, Denys et al. 2018); 然而该种内可能存在 3 个高度分化的 mtDNA 谱系, 分化于 1.4 至 2.0 百万年前 (Mya) (Wang et al. 2015)。Takata 等 (1984) 根据形态测量将分布于库页岛 (Pietsch et al. 2001) 及日本北海道 (Masuda et al. 1984) 的库页岛多刺鱼重新认定为一个有效种。Shedko 等 (2005) 描述了一个分布于库页岛东南部的的新种——波利氏多刺鱼。Denys 等 (2018) 结合形态学、线粒体和核基因标记使仅分布于法国西南部的普瓦特万多刺鱼重新成为一个有效种, 该物种之前被认为是光尾多刺鱼的一个谱系。

Guo 等 (2019) 对全球的多刺鱼属鱼类进

行了系统发育基因组学分析并得出以下结果。

1) 该属至少存在 7 或 8 个有效种, 并将多刺鱼属分成了两大进化支: 九刺鱼分支 (*pungitius-clade*) 和中华多刺鱼分支 (*sinensis-clade*), 前者包括九刺鱼、光尾多刺鱼、乌克兰多刺鱼和希腊多刺鱼, 而后者包括中华多刺鱼、短多刺鱼和库页岛多刺鱼; 2) 来自欧洲和北美的九刺鱼间存在超过种间水平的分化, 且 2 个北美的九刺鱼群体并未形成单系群, 可能在北美存在不止一个独立物种; 3) 光尾多刺鱼的 3 个谱系间也具有较高水平的分化, 且其中一个谱系的生物地理分布与 Denys 等 (2018) 描述的普瓦特万多刺鱼一致。4) 解决了长期以来对日本的九刺鱼不同类型的争论, 即在日本一直以来被认为的九刺鱼海水型、淡水型和雄物川型分别对应九刺鱼、中华多刺鱼和短多刺鱼。最近, Matsumoto 等 (2021) 描述了一个分布于日本本州北部山形县的新种, 即 *P. modestus*, 与其他同属物种的区别在于身体两侧具有较小且不连续的侧板, 较短的背鳍棘和腹盆棘, 第一背鳍棘位于胸鳍基部的上方或后方。虽然目前仅有 12 个被承认的独立物种, 但已有文献共对该属的超过 30 个命名种进行了描述 (Eschmeyer et al. 2016), 且有证据表明即使是在有限的地理区域内, 也具有高水平的遗传亚结构 (Takahashi et al. 2001, Shikano et al. 2010, DeFaveri et al. 2012, Bae et al. 2015), 可能暗示了该属仍有未被发现的物种多样性。

2 中国多刺鱼属鱼类的分布现状

中国北方一直以来都作为多刺鱼属鱼类的主要分布区之一。据以往的文献记录, 从中国东北的黑龙江流域 (Berg 1949, 成庆泰等 1987, 张觉民 1995, 朱松泉 1995, 解玉浩 2007, 赵文阁 2018) 到华中地区的长江流域 (Guichenot 1868), 从东北的图们江流域 (郑葆珊等 1980, 解玉浩 2007) 向西一直到内蒙古呼和浩特 (旭日干 2011) 均有该属鱼类的分布, 且包含两个形态分类学物种, 黑龙江多刺

鱼和中华多刺鱼。中华多刺鱼在形态上区别于其他物种的特征主要有: 腹盆结构发育较完好, 身体两侧具大型侧板, 两侧腹鳍各具有 2 条软鳍条 (表 1) (Keivany et al. 2000); 而黑龙江多刺鱼与之相比具有更为细长的身体, 银白的体色, 更小的侧板 (表 1) (Bogutskaya et al. 2008); 黑龙江多刺鱼仅分布在内蒙古呼伦湖流域 (Bogutskaya et al. 2008), 而中国其他地区分布的多刺鱼都被认为是中华多刺鱼 (张春光等 2016)。另外, 河北泥河湾层化石记录显示, 多刺鱼属鱼类在中新世晚期就已在我国有分布, 多刺鱼化石与中华多刺鱼整体形态较为相似, 但侧板形态和腹盆结构具有明显差异 (刘宪亭等 1974)。2015 年河南省鱼类资源调查队在河南省林州市采集到中华多刺鱼标本, 为河南省新记录种, 此前最南分布记录区域为北京市, 该物种为北京市二级保护鱼类, 此次发现进一步扩大了该鱼最南端分布界限 (周传江等 2018)。近年来, 研究人员对全球多刺鱼属鱼类系统发育关系进行的研究中涉及了 1 个来自中国河北的群体, 该群体在系统发育关系上属于中华多刺鱼 (Takahashi et al. 2016, Guo et al. 2019)。然而, 多刺鱼在中国北方广泛分布, 但在分类及谱系生物地理学的研究中所涉及的群体却很少。

最近, Wang 等 (2021) 的一个关于东北亚地区多刺鱼属鱼类系统发育基因组学的研究, 采集了来自中国的 8 个多刺鱼群体, 分别为黑龙江省汤旺河 (YH)、翠峦河 (YC) 和绥芬河 (MDJ)、吉林省珲春河 (HC)、辽宁省浑河 (FS)、内蒙古贡格尔河 (CF)、河北省清水河 (XL) 和河南省淇河 (LZ) 群体 (表 2, 附表 1)。

该研究基于系统发育基因组学、形态学和生物地理学证据, 证明在中国可能至少存在 4 个多刺鱼物种, 即中华多刺鱼、黑龙江多刺鱼、巴氏多刺鱼和短多刺鱼, 且中华多刺鱼存在 2 个不同的谱系, 即日本海西海岸谱系和中国内陆谱系, 更新了中国多刺鱼属物种的数量 (Wang et al. 2021)。从该研究所采样本的形态上来看,

表 1 中国的四个具有形态分类学可查阅信息的多刺鱼属物种形态检索表

Table 1 Morphological key to four *Pungitius* species with available morphological description in China

1(a) 腹鳍棘后具有 2 根软鳍条.....	中华多刺鱼 <i>Pungitius sinensis</i>
1(b) 腹鳍棘后具有 1 根软鳍条.....	2
2(a) 身体两侧具有大型且连续的侧板, 腹盆结构发育完好.....	巴氏多刺鱼 <i>Pungitius bussei</i>
2(b) 身体两侧具有侧板, 但无大型侧板.....	3
3(a) 背鳍棘、腹鳍棘及肛门棘呈黑色, 体色较深.....	短多刺鱼 <i>Pungitius kaibarai</i>
3(b) 身体细长, 斑纹较少, 体色较浅.....	黑龙江多刺鱼 <i>Pungitius stenurus</i>

群体 YC 的个体有较长的尾柄, 发育完好的腹盆结构, 相对较长的背鳍棘和腹盆棘, 这与巴氏多刺鱼的形态描述较为接近 (图 1, 表 1); 群体 YH 大部分样本是幼鱼, 一些形态学的描述在该研究中没有完全被观察到, 但它们仍具有细长的尾柄; 基于 29 个形态标记的体型变异的主成分分析和 13 个线性性状特征的形态学分析显示, 这两个群体区别于其他 6 个群体形成独立的簇 (Wang et al. 2021)。全基因组系统发育关系上, 这两个群体形成的单系群与其他群体分开, 且基于 Cyt *b* 基因的系统发育关系显示, 这两个群体与俄罗斯的巴氏多刺鱼聚在一起 (Wang et al. 2021)。地理分布上, 这两个群体分布于松花江流域, 该流域是文献记载的巴氏多刺鱼的分布区域之一 (Keivany 1996, Bogutskaya et al. 2008)。群体 MDJ 的个体在形态上有较深的体色, 黑色的背鳍棘和腹盆棘, 较 YC 具更短的腹盆棘和更小的侧板 (图 1, 表 1), 这与短多刺鱼的形态描述一致 (Bae et al. 2015, Takahashi et al. 2016)。形态标记定量分析也显示, MDJ 在体型上与其他群体 CF、FS、HC、LZ 和 XL 不同, 13 个线性性状的比较分析显示, MDJ 与群体 YC 和 YH 不同。全基因组系统发育关系上, MDJ 与来自韩国的短多刺鱼形成单系群 (Wang et al. 2021)。MDJ 群体采自流入日本海的绥芬河 (Razdolnaya River), 而从泽卡那亚河 (Zerkal'naya) 向南一直到图们江, 所有流入日本海的河流都可能是短多刺鱼的分布区 (Bogutskaya et al. 2008)。群体 CF、FS、HC、LZ 和 XL 的个体在形态学上与中华

多刺鱼的描述是一致的 (Keivany 1996), 腹鳍的两侧都具有两个软鳍条, 但没有大型侧板 (图 1, 表 1); 然而, 形态学分析显示群体 HC 在体型上不同于群体 CF、FS、LZ 和 XL, HC 具有更长且细的尾柄 (Wang et al. 2021)。全基因组系统发育关系显示, HC 与俄罗斯的中华多刺鱼形成单系群, 再与 CF、FS、LZ 和 XL 群体以及日本的中华多刺鱼共同聚在一起 (Wang et al. 2021)。因此, 基于 Wang 等 (2021) 的结果显示中华多刺鱼在我国主要分布于图们江流域、内蒙古高原河流、辽河及海河流域, 巴氏多刺鱼分布于黑龙江流域, 短多刺鱼主要分布于黑龙江省东南部的绥芬河水系。

线粒体细胞色素 C 氧化酶亚基 I (cytochrome C oxidase subunit I, COI) 基因是鱼类常用的条形码基因, 被广泛应用于物种鉴定和多样性分析 (林森杰等 2014, 王中锋等 2009, 张馨月等 2014, 张顺等 2016, 徐春燕等 2021)。本研究基于 COI 基因的 Kimura 2-parameter 模型计算了该研究中各群体间的遗传距离 (表 2)。结果显示, 中国的 8 个群体间的遗传距离介于 0 ~ 0.077, 中华多刺鱼各群体间的遗传距离介于 0 ~ 0.014, 巴氏多刺鱼群体间的遗传距离为 0, 短多刺鱼和中华多刺鱼种间的遗传距离介于 0.072 ~ 0.077, 巴氏多刺鱼和中华多刺鱼种间的遗传距离介于 0.070 ~ 0.076。而中华多刺鱼与九刺鱼间的遗传距离仅介于 0.010 ~ 0.017, 可能由九刺鱼和中华多刺鱼间的线粒体捕获所导致 (Takahashi et al. 2016, Guo et al. 2019)。中国的短多刺鱼和巴氏多刺鱼种间遗传距离仅

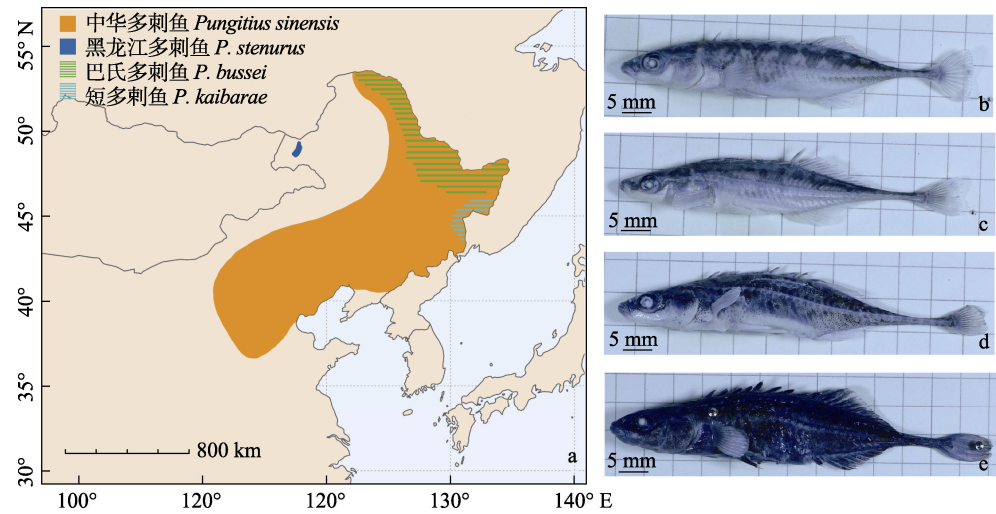


图 1 多刺鱼属鱼类在中国的分布 (a)、中华多刺鱼中国内陆谱系 (b)、中华多刺鱼日本海西海岸谱系 (c)、巴氏多刺鱼 (d) 及短多刺鱼 (e)

Fig. 1 Distribution of the genus *Pungitius* in China (a), the lineage of *P. sinensis* from Chinese inland (b), the lineage of *P. sinensis* from the west coast of the Sea of Japan (c), *P. bussei* (d), *P. kaibarae* (e)

为 0.006, 但中国与韩国的短多刺鱼间遗传距离为 0.041, 鉴于在兴凯湖流域同域的巴氏多刺鱼和短多刺鱼间存在线粒体捕获现象, 这种现象是完全的线粒体基因渗入, 在一个物种的某些群体中, 整个群体的线粒体基因组被另一个物种完全取代, 这是杂交个体与亲本物种之一选择性回交的结果。而 Wang 等 (2021) 中的巴氏多刺鱼和短多刺鱼群体的地理分布与兴凯湖较近, 因此推测在中国短多刺鱼和巴氏多刺鱼之间可能也发生过线粒体捕获事件 (Takahashi et al. 2016)。因此, 我们基于 COI 基因的遗传距离分析结果与 Wang 等 (2021) 的线粒体系统发育关系结果一致, 进一步证明了该研究的结论。

3 分子系统学在中国多刺鱼属鱼类保护中的意义

根据最新的系统发育基因组学研究显示, 在中国至少有 4 个多刺鱼物种, 包括中华多刺鱼、短多刺鱼、巴氏多刺鱼和黑龙江多刺鱼 (Wang et al. 2021)。本研究进一步采用分子条形码 COI 序列, 对本属的系统发育关系进行了

验证, 得到的结果与 Wang 等 (2021) 的研究结果一致。过去在分类学上将中国的短多刺鱼和巴氏多刺鱼误认为是中华多刺鱼, 可能是由于多刺鱼形态分类主要依靠骨骼、保护器官 (如腹盆结构、棘刺数量及长短、侧板以及龙骨形态) 和体色等指标作为分类特征 (Keivany et al. 2000, 2004), 但已有研究表明, 这些特征并不能对多刺鱼属鱼类进行准确的分类 (Guo et al. 2019)。例如因为不存在大型侧板, 所以形态上被认为是日本淡水型的九刺鱼群体实际上是中华多刺鱼 (Takahashi et al. 2016, Guo et al. 2019)。表型趋同、杂交和基因渗入在多刺鱼进化过程频繁发生, 导致不同物种的形态特征与最初文献的描述存在差异, 且不同物种间也会发生分类性状重叠现象 (Wang et al. 2021), 因此仅基于形态线性测量或者计数很难进行多刺鱼物种的鉴定以及区分中国不同的多刺鱼群体。另外, 之前对多刺鱼属鱼类分子系统学研究 (Takahashi et al. 2016, Guo et al. 2019) 只包含了一个来自中国的群体, 而该群体恰好是中华多刺鱼, 因此, 在生物地理学研究中需广泛采样才能更彻底地揭示多刺鱼属的生物

表 2 基于 COI 基因的 Kimura 2-parameter 模型的 18 个刺鱼种群间遗传距离

Table 2 The genetic distance among 18 stickleback populations based on Kimura 2-parameter model of COI gene

	XL	YC	YH	MDJ	FS	HC	CF	LZ	GA	GW	CI	PH	PK	PL	PPL	PP	PS	PT
中华多刺鱼清水河群体	XL																	
<i>Pungitius sinensis</i> population from Qingshui River																		
巴氏多刺鱼翠峦河群体	YC	0.071																
<i>P. bussei</i> population from Cuiluan River																		
巴氏多刺鱼汤旺河群体	YH	0.071	0.000															
<i>P. bussei</i> population from Tangwang River																		
短多刺鱼绥芬河群体	MDJ	0.072	0.006	0.006														
<i>P. kaibarae</i> population from Suifen River																		
中华多刺鱼浑河群体	FS	0.003	0.072	0.072	0.073													
<i>P. sinensis</i> population from Hun River																		
中华多刺鱼辉春河群体	HC	0.014	0.072	0.072	0.074	0.011												
<i>P. sinensis</i> population from Hunchun River																		
中华多刺鱼贡格尔河群体	CF	0.008	0.076	0.076	0.077	0.005	0.016											
<i>P. sinensis</i> population from Gongger River																		
中华多刺鱼淇河群体	LZ	0.002	0.070	0.070	0.072	0.001	0.012	0.006										
<i>P. sinensis</i> population from Qi River																		
三刺鱼 <i>Gasterosteus aculeatus</i>	GA	0.150	0.164	0.164	0.162	0.148	0.149	0.152	0.148									
黑刺鱼 <i>G. wheatlandi</i>	GW	0.174	0.184	0.184	0.182	0.171	0.174	0.174	0.171	0.104								
溪刺鱼 <i>Culaea inconstans</i>	CI	0.167	0.174	0.174	0.173	0.168	0.168	0.175	0.167	0.179								
希腊多刺鱼 <i>P. hellenicus</i>	PH	0.044	0.081	0.081	0.083	0.040	0.041	0.045	0.042	0.150	0.165	0.172						
短多刺鱼韩国群体	PK	0.072	0.042	0.042	0.041	0.072	0.073	0.075	0.072	0.160	0.181	0.173	0.082					
<i>P. kaibarae</i> population from South Korea																		
光尾多刺鱼 <i>P. laevis</i>	PL	0.026	0.079	0.079	0.080	0.023	0.022	0.028	0.025	0.150	0.170	0.168	0.043	0.079				
乌克兰多刺鱼 <i>P. platygaster</i>	PPL	0.044	0.082	0.082	0.084	0.040	0.040	0.045	0.042	0.157	0.175	0.161	0.037	0.083	0.045			
九刺鱼 <i>P. pungitius</i>	PP	0.016	0.076	0.076	0.077	0.012	0.010	0.017	0.014	0.149	0.170	0.164	0.040	0.075	0.021	0.039		
中华多刺鱼韩国群体	PS	0.015	0.075	0.075	0.076	0.012	0.003	0.015	0.013	0.150	0.175	0.169	0.042	0.075	0.023	0.040	0.011	
<i>P. sinensis</i> population from South Korea																		
库页岛多刺鱼 <i>P. tymensis</i>	PT	0.057	0.053	0.053	0.056	0.057	0.055	0.062	0.057	0.149	0.175	0.163	0.069	0.057	0.062	0.066	0.057	0.058

所使用的 COI 基因序列引自 Miya et al. 2001, Kawahara et al. 2009, Hwang et al. 2012, Guo et al. 2016a, b, c, Takahashi et al. 2016, Bae et al. 2017, Nelson et al. 2018, Wang et al. 2021。

COI genes were retrieved from Miya et al. 2001, Kawahara et al. 2009, Hwang et al. 2012, Guo et al. 2016a, b, c, Takahashi et al. 2016, Bae et al. 2017, Nelson et al. 2018, Wang et al. 2021.

地理分布情况。在中国邻近的东北亚地区，除分布较广的九刺鱼和中华多刺鱼外，同时存在包括短多刺鱼和巴氏多刺鱼在内的多个多刺鱼物种，因此在中国发现短多刺鱼和巴氏多刺鱼分布从生物地理学角度看也是合理的。

厘清不同多刺鱼物种/群体在中国的分布情况及遗传差异，对该属鱼类的保护管理具有极为重要的指导意义，并为该属鱼类保护生物学研究提供了分子基础。虽然该属目前仅黑龙江多刺鱼被国际自然保护联盟（IUCN）列为濒危物种，该物种仅分布于呼伦湖流域，且目前没有关于该物种的研究和报道。但按照 IUCN 的相关标准，许多多刺鱼群体/物种可能都处于濒危状态（Ishikawa et al. 2013, Merila 2013, Kitano et al. 2016）。例如，于 2002 至 2010 年间对北京及周边地区的野外调查发现，有近 50% 的土著鱼类已经多年未采集到标本，其中就包括已经被列为北京市二级保护动物的中华多刺鱼（Zhang et al. 2011）。为了复壮北京地区中华多刺鱼的种群，北京市农业局水生野生动植物救护中心分别于 2017 年和 2018 年进行了两次人工放流，向怀沙河和怀九河中放流共 10 万尾来自于东北的多刺鱼（<https://baijiahao.baidu.com/s?id=1630861900308071556&wfr=spider&for=pc>, https://www.sohu.com/a/152338538_114731）。这些放流的多刺鱼被认为是中华多刺鱼，但并未对其遗传谱系信息进行鉴别。基于 Wang 等（2021）研究得到的结果，被放流的多刺鱼有可能是短多刺鱼、巴氏多刺鱼或者是日本海西海岸谱系的中华多刺鱼（分布于图们江流域）。这可能会导致北京及周边地区土著中华多刺鱼群体遭受到被放流多刺鱼的基因渗入，对它们的适合度和进化完整性造成未知后果，甚至会致使其发生区域性灭绝。因此，鉴于该属物种间微小的表型差异、频繁的趋同演化和基因渗入为物种鉴定带来了巨大挑战，保护和管理部门在计划人工放流时应参考相关研究结果，放流前依照科学研究结果，探明分布区域和分类地位，以便更科学和高效地进行多刺鱼属鱼类

的人工放流和物种保护。

参 考 文 献

- Aldenhoven J T, Miller M A, Corneli P S, et al. 2010. Phylogeography of ninespine sticklebacks (*Pungitius pungitius*) in North America: glacial refugia and the origins of adaptive traits. *Molecular Ecology*, 19(18): 4061–4076.
- Ayvazian S G, Krueger W H. 1992. Lateral plate ontogeny in the North American Ninespine Stickleback, *Pungitius occidentalis*. *Copeia*, 1992(1): 209–214.
- Bae H G, Suk H Y. 2015. Population genetic structure and colonization history of short ninespine sticklebacks (*Pungitius kaibarae*). *Ecology and Evolution*, 5(15): 3075–3089.
- Berg L S. 1949. Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries. Vol. 111. 510p. Transl. 1965. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations.
- Bobori D, Economidis P, Maurakis E. 2001. Freshwater fish habitat science and management in Greece. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 4(4): 381–391.
- Bogutskaya N, Naseka A. 1997. Cyclostomata and fishes of Khanka Lake drainage area (Amur river basin). An annotated check-list with comments on taxonomy and zoogeography of the region: GosNIORKh.
- Bogutskaya N, Naseka A, Shedko S, et al. 2008. The fishes of the Amur River: Updated check-list and zoogeography. *Ichthyological Exploration of Freshwater*, 19(4): 301–366.
- Breder C M, Rosen D E. 1966. Modes of reproduction in fishes. Neptune City, New Jersey: T.F.H. Publications.
- Coad B W. 1981. Fishes of Afghanistan, an annotated check-list. National Museums of Canada.
- Cuvier G. 1829. Le Règne Animal, distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Edition 2. v. 2: i–xv + 1–406.
- DeFaveri J, Shikano T, Ab Ghani NI, et al. 2012. Contrasting population structures in two sympatric fishes in the Baltic Sea basin. *Marine Biology*, 159(8): 1659–1672.
- Denys G P J, Persat H, Dettai A, et al. 2018. Genetic and morphological discrimination of three species of ninespined stickleback *Pungitius* spp. (Teleostei, Gasterosteidae) in France

- with the revalidation of *Pungitius vulgaris* (Mauduyt, 1848). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 56(1): 77–101.
- Eschmeyer W N. 1998. Catalog of fishes. Special Publication, California Academy of Sciences, San Francisco. 3 vols. 2905 p.
- Eschmeyer W N, Fricke R, van der Laan R. 2016. Catalog of fishes: Genera, species, references. San Francisco, CA: California Academy of Sciences. [DB/OL]. [2021-10-30]. <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>.
- Gross H P. 1979. Geographic variation in European ninespine sticklebacks, *Pungitius pungitius*. *Copeia*, 1979(3): 405–412.
- Guichenot M. 1868. Notice sur quelques poissons inédits de Madagascar et de la Chine. *Nouvelles Archives Du Muséum D'histoire Naturelle*, Paris, 5(3): 193–206.
- Guo B, Shikano T, Vukić J, et al. 2016c. Complete mitochondrial genome of the Ukrainian nine-spined stickleback *Pungitius platygaster* (Gasterosteiformes, Gasterosteidae). *Mitochondrial DNA Part B*, 1(1): 68–69.
- Guo B, Shikano T, Wang C, et al. 2016b. Complete mitochondrial genomes of the smooth tail nine-spined sticklebacks *Pungitius laevis* (Gasterosteiformes, Gasterosteidae). *Mitochondrial DNA Part B*, 1(1): 70–71.
- Guo B, Toli E A, Merilä J. 2016a. Complete mitochondrial genome of the nine-spined stickleback *Pungitius pungitius* (Gasterosteiformes, Gasterosteidae). *Mitochondrial DNA Part B*, 1(1): 72–73.
- Guo B, Fang B, Shikano T, et al. 2019. A phylogenomic perspective on diversity, hybridization and evolutionary affinities in the stickleback genus *Pungitius*. *Molecular Ecology*, 28(17): 4046–4064.
- Haglund T R, Buth D G, Lawson R. 1992. Allozyme variation and phylogenetic relationships of Asian, North American, and European populations of the ninespine stickleback. *Pungitius pungitius* // Mayden R L. *Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes*. Stanford, CA: Stanford University Press, 438–452.
- Hwang D S, Song H B, Lee J S. 2012. Complete mitochondrial genome of the Amur stickleback *Pungitius kaibarae* (Gasterosteiformes, Gasterosteidae). *Mitochondrial DNA*, 23(4): 313–314.
- Ishikawa A, Takeuchi N, Kusakabe M, et al. 2013. Speciation in ninespine stickleback: reproductive isolation and phenotypic divergence among cryptic species of Japanese ninespine stickleback. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(7): 1417–1430.
- Kawahara R, Miya M, Mabuchi K, et al. 2009. Stickleback phylogenies resolved: Evidence from mitochondrial genomes and 11 nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50(2): 401–404.
- Keivany Y. 1996. Taxonomic revision of the genus *Pungitius* with emphasis on *P. hellenicus*. Canada: Thesis (M. Sc.)—University of Alberta.
- Keivany Y, Nelson J S. 2004. Phylogenetic relationships of sticklebacks (gasterosteidae), with emphasis on ninespine sticklebacks (*Pungitius* spp.). *Behaviour*, 141(11/12): 1485–1497.
- Keivany Y, Nelson J S. 2000. Taxonomic review of the genus *Pungitius*, ninespine sticklebacks (Gasterosteidae). *Cybius: International Journal of Ichthyology*, 24(2): 107–122.
- Kessler K F. 1859. Systematische Uebersicht der Stachelflosser (*Acanthopteri* Müller), welche im nordwestlichen Theile des schwarzen Meeres und in den Mündungen der in derselben sich ergießenden südrussischen Flüsse vorkommen. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 32(3): 186–268.
- Kessler K F. 1876. In: N. M. Prejeval'skii (ed.). *Mongoliya i strana tangutov'*. [Izdanie imperatorskago russkago geograficeskago obshestva]. St. Petersburg. 2(4): 1–36. Pls. 1–3.
- Kim I, Park J. 2002. *Freshwater fishes of Korea*. Seoul: Kyo-Hak Publishing.
- Kitano J, Mori S. 2016. Toward conservation of genetic and phenotypic diversity in Japanese sticklebacks. *Genes & Genetic Systems*, 91(2): 77–84.
- Kottelat M, Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. *Ichthyological Research*, 55(1): 99–99.
- Linnaeus C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio decima, reformata. Impensis Direct. Laurentii Salvii, Holmiae. 824 p.
- Masuda H, Amaoka K, Araga C, et al. 1984. *The fishes of the Japanese Archipelago*. Tokyo, Japan: Tokai University Press.
- Matsumoto T, Matsuura K, Hanzawa N. 2021. A new species of

- nine-spined stickleback, *Pungitius modestus* (Gasterosteiformes, Gasterosteidae), from northern Honshu, Japan. Zootaxa, 5005(1): 1–20.
- Mauduyt F. 1848. Ichthyologie de la Vienne, ou tableau méthodique et descriptif des poissons qui vivent habituellement dans les eaux de ce département ou qui y remontent périodiquement et accidentellement. Bulletin Société Académique d'Agriculture, Belles-Lettres, Sciences et Arts de Poitiers, 3(9/12): 8–49.
- Merilä J. 2013. Nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*): an emerging model for evolutionary biology research. Annals of the New York Academy of Sciences, 1289(1): 18–35.
- Miya M, Kawaguchi A, Nishida M. 2001. Mitogenomic exploration of higher teleostean phylogenies: A case study for moderate-scale evolutionary genomics with 38 newly determined complete mitochondrial DNA sequences. Molecular Biology and Evolution, 18(11): 1993–2009.
- Nathan B F, James A S. 2011. The Fish Assemblage Structure of the Saco River Estuary. Northeastern Naturalist 18(1): 37–44.
- Nelson J S. 1971. Comparison of the Pectoral and Pelvic Skeletons and of some other Bones and their Phylogenetic Implications in the Aulorhynchidae and Gasterosteidae (Pisces). Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 28: 427–442.
- Nelson, T C, Cresko, W A. 2018. Ancient genomic variation underlies repeated ecological adaptation in young stickleback populations. Evolution Letters, 2(1): 9–21.
- Nikolskii A M. 1889. Sakhalin Island and its fauna of vertebrate animals. Supplement to Mem. Acad. Sci. St. Petersburg. (Ser. 7), v. 60 (no. 5). 1–334.
- Page L M, Burr B M. 1991. A field guide to freshwater fishes of North America north of Mexico: Houghton Mifflin Company, Boston.
- Pietsch T W, Amaoka K, Stevenson D E, et al. 2001. Freshwater Fishes of the Kuril Islands and Adjacent Regions. Species Diversity, 6(2): 133–164.
- Reshetnikov Y S, Bogutskaya N, Vasil'eva E, et al. 1997. An annotated check-list of the freshwater fishes of Russia. Journal of Ichthyology, 37(6): 723–771.
- Shedko S V, Shedko M B, Pietsch T. 2005. *Pungitius polyakovi* sp. n., a new species of ninespine stickleback (Gasterosteiformes, Gasterosteidae) from southeastern Sakhalin Island // Storozhenko S Yu. Flora and Fauna of Sakhalin Island. Part 2. Vladivostok, Russia: Dalnauka, 223–233.
- Shikano T, Guo B, Merilä J. 2016b. Complete mitochondrial genome of the Shakhlin nine-spined stickleback *Pungitius tymensis* (Gasterosteiformes, Gasterosteidae). Mitochondrial DNA: Resources Part B, 1(1):74–75.
- Shikano T, Guo B, Vukić J, et al. 2016a. Complete mitochondrial genome of the Greek nine-spined stickleback *Pungitius hellenicus* (Gasterosteiformes, Gasterosteidae). Mitochondrial DNA Part B, 1(1): 66–67.
- Shikano T, Shimada Y, Herczeg G, et al. 2010. History vs. habitat type: explaining the genetic structure of European nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) populations. Molecular Ecology, 19(6): 1147–1161.
- Stephanidis A. 1971. Epi merikon ichthyon ton gaueon tiz Ellados. [On some fishes of the Greek fresh waters.]. Biologia Gallo-Hellenica, 3(2): 213–241.
- Svetovidov A N. 1964. Handbook of the fauna of the USSR, fishes of the Black Sea. Moscow: Izdatel'stvo Nauka.
- Takahashi H, Goto A. 2001. Evolution of East Asian ninespine sticklebacks as shown by mitochondrial DNA control region sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution, 21(1): 135–155.
- Takahashi H, Møller P R, Shedko S V, et al. 2016. Species phylogeny and diversification process of Northeast Asian *Pungitius* revealed by AFLP and mtDNA markers. Molecular Phylogenetics and Evolution, 99(2016): 44–52.
- Takata K, Goto A, Hamada K. 1984. Geographic distribution and variation of three species of ninespine Sticklebacks (*Pungitius tymensis*, *P. pungitius* and *P. sinensis*) in Hokkaido. Japanese Journal of Ichthyology, 31(3): 22.
- Tanaka S. 1915. Ten new species of Japanese fishes. Zoological Magazine Tokyo, 27(325): 565–568.
- Wang C, Shikano T, Persat H, et al. 2015. Mitochondrial phylogeography and cryptic divergence in the stickleback genus *Pungitius*. Journal of Biogeography, 42(12): 2334–2348.
- Wang Y, Wang Y, Zhao Y, et al. 2021. Phylogenomics of Northeast Asian *Pungitius* sticklebacks. Diversity and Distributions, 00, 1–12

- Warpachowski N A, Herzenstein S M. 1888. Notizen über die Fischfauna des Amur-Beckens und der angrenzenden Gebiete. [Remarks on the ichthyology of the River Amur Basin and adjacent countries.]. Trudy St.-Peterburgskogo Obscestva Estestvoispytatelej = Travaux de la Société des Naturalistes de St. Pétersbourg, 19(8): 1–58, 1 pl.
- Wootton R J. 1976. The Biology of the Sticklebacks. London: Academic Press.
- Wootton R J. 1984. A Functional Biology of Sticklebacks. London: Croom Helm.
- Zhang C, Zhao Y, Xing Y, et al. 2011. Fish species diversity and conservation in Beijing and adjacent areas. *Biodiversity Science*, 19(5): 597–604.
- 成庆泰, 郑葆珊. 1987. 中国鱼类系统检索. 北京: 科学出版社.
- 林森杰, 王路, 郑连明, 等. 2014. 海洋生物 DNA 条形码研究现状与展望. *海洋学报*, 36(12): 1–17.
- 刘宪亭, 王念忠. 1974. 多刺鱼 (*Pungitius*) 在泥河湾层的发现及其意义. *古脊椎动物与古人类*, 12(2): 7–16.
- 王中铎, 郭昱嵩, 陈荣玲, 等. 2009. 南海常见硬骨鱼类 COI 条码序列. *海洋与湖沼*, 40(5): 608–614.
- 解玉浩. 2007. 东北地区淡水鱼类. 沈阳: 辽宁科学技术出版社.
- 徐春燕, 庄之栋, 马超, 等. 2021. 基于 COI 和 16S rRNA 基因片段鉴定厦门海域的仔稚鱼. *渔业研究*, 43(5): 451–460.
- 旭日干. 2011. 内蒙古动物志: 第一卷. 呼和浩特: 内蒙古大学出版社.
- 张春光, 赵亚辉. 2016. 中国内陆鱼类物种与分布. 北京: 科学出版社.
- 张觉民. 1995. 黑龙江省鱼类志. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社.
- 张顺, 廖健, 柏琴, 等. 2016. COI 条形码辅助分析雷州半岛红树林区鱼类的物种多样性. *海洋与湖沼*, 47(3): 663–672.
- 张馨月, 刘岩, 张秀梅. 2014. 基于 COI 基因的西南大西洋部分经济鱼类 DNA 条形码鉴定. *水生生物学报*, 38(6): 1161–1167.
- 赵文阁. 2018. 黑龙江省鱼类原色图鉴. 北京: 科学出版社.
- 郑葆珊, 黄浩明, 张玉玲, 等. 1980. 图们江鱼类. 长春: 吉林人民出版社.
- 周传江, 顾钱洪, 孟晓琳, 等. 2018. 基于多来源数据分析河南省刺鱼目新纪录种——中华多刺鱼. *四川动物*, 37(1): 67–73.
- 朱松泉. 1995. 中国淡水鱼类检索. 南京: 江苏科学技术出版社.

附表 1 本研究涉及的多刺鱼属物种和外类群的样本信息

Appendix 1 Information of the *Pungitius* and outgroup samples used in this study

样本号 Sample ID	物种 Species	国家 Country	种群 Population	来源地 Locality	经度 Longitude	纬度 Latitude	GenBank 号 Accession number	文献 References
CF06	中华多刺鱼 <i>Pungitius sinensis</i>	中国 China	CF	赤峰, 贡格尔河 Gonggeer River, Chifeng	117°22'E	43°53'N	MT947452	Wang et al. 2021
CF08							MT947453	
CF09							MT947454	
CF10							MT947455	
CF11							MT947456	
CF12							MT947457	
CF13							MT947458	
CF14							MT947459	
CF15							MT947460	
FS01	中华多刺鱼 <i>P. sinensis</i>	中国 China	FS	抚顺, 浑河 Hun River, Fushun	125°03'E	42°16'N	MT947461	
FS02							MT947462	
FS03							MT947463	
FS04							MT947464	
FS05							MT947465	
FS06							MT947466	
FS07							MT947467	
FS08							MT947468	
FS09							MT947469	
FS10							MT947470	

续附表 1

样本号 Sample ID	物种 Species	国家 Country	种群 Population	来源地 Locality	经度 Longitude	纬度 Latitude	GenBank 号 Accession number	文献 References
HC02	中华多刺鱼 <i>P. sinensis</i>	中国 China	HC	珲春, 珲春河 Hunchun River, Hunchun	130°37'E	42°84'N	MT947471	Wang et al. 2021
HC03							MT947472	
HC04							MT947473	
HC05							MT947474	
HC06							MT947475	
HC07							MT947476	
HC08							MT947477	
HC09							MT947478	
HC10							MT947479	
LZ01	中华多刺鱼 <i>P. sinensis</i>	中国 China	LZ	林州, 淇河 Qi River, Linzhou	113°91'E	35°82'N	MT947480	
LZ02							MT947481	
LZ06							MT947482	
LZ07							MT947483	
LZ08							MT947484	
LZ10							MT947485	
LZ11							MT947486	
LZ12							MT947487	
LZ15							MT947488	
MDJ01	短多刺鱼 <i>P. kaibarae</i>	中国 China	MDJ	牡丹江, 绥芬河 Suifen River, Mudanjiang	130°91'E	44°43'N	MT947489	
MDJ02							MT947490	
MDJ03							MT947491	
MDJ04							MT947492	
MDJ05							MT947493	
MDJ06							MT947494	
MDJ07							MT947495	
MDJ08							MT947496	
MDJ09							MT947497	
MDJ10							MT947498	
XL01	中华多刺鱼 <i>P. sinensis</i>	中国 China	XL	兴隆, 清水河 Qingshui River, Xinglong	117°33'E	40°40'N	MT947499	
XL02							MT947500	
XL03							MT947501	
XL04							MT947502	
XL05							MT947503	
XL06							MT947504	
XL07							MT947505	
XL08							MT947506	
XL09							MT947507	
XL10							MT947508	
YC01	巴氏多刺鱼 <i>P. bussei</i>	中国 China	YC	伊春, 翠峦河 Cuiluan River, Yichun	128°57'E	47°65'N	MT947509	
YC02							MT947510	

续附表 1

样本号 Sample ID	物种 Species	国家 Country	种群 Population	来源地 Locality	经度 Longitude	纬度 Latitude	GenBank 号 Accession number	文献 References					
YC03	巴氏多刺鱼	中国 China	YC	伊春, 翠峦河 Cuiluan River, Yichun	128°57'E	47°65'N	MT947511						
YC04	<i>P. bussei</i>						MT947512						
YC05							MT947513						
YC06							MT947514						
YC07							MT947515						
YC08							MT947516						
YC09							MT947517						
YC10							MT947518						
YH01	巴氏多刺鱼						中国 China		YH	伊春, 汤旺河 Tangwang River, Yichun	128°88'E	47°88'N	MT947519
YH02	<i>P. bussei</i>												MT947520
YH03		MT947521											
YH04		MT947522											
YH05		MT947523											
YH06		MT947524											
YH07		MT947525											
YH08		MT947526											
YH09		MT947527											
YH10		MT947528											
PP_JPN01	九刺鱼 <i>P. pungitius</i>	日本 Japan	PP	Akkeshi, Hokkaido	—	—	AB445130	Kawahara et al. 2009					
PP_USA03		美国 United States		St. Lawrence Island, Alaska	—	—	CM012069	Nelson et al. 2018					
PP_FRA03		法国 France		Montagny-le' s-Seurre	5°15'E	47°10'N	KT989571	Guo et al. 2016a					
PL_FRA03	光尾多刺鱼	法国 France	PL	—	3°13'E	47°25'N	KT989567	Guo et al. 2016b					
PL_FRA04	<i>P. laevis</i>			—	0°14'E	45°40'N	KT989568						
PL_FRA05				—	3°38'E	47°32'N	KT989569						
PH_GRE03	希腊多刺鱼 <i>P. hellenicus</i>	希腊 Greece	PH	the Sperchios River	22°26'E	38°51'N	KU236383	Shikano et al. 2016a					
PPL_GRE03	乌克兰多刺鱼 <i>P. platygaster</i>		PPL	the River Loudias drainage	22°18'E	40°50'N	KT989570	Guo et al. 2016c					
PK_KOR03	短多刺鱼	韩国 Korea	PK	—	—	—	EU332749	Hwang et al. 2012					
PK_KOR04	<i>P. kaibarae</i>			Yeongok River	—	—	KY628303	Bae et al. 2017					
PK_KOR05				Nakdong River	—	—	KY628301						
PK_KOR06				Hyeongsan River	—	—	KY628302						
PT_JPN03	库页岛多刺鱼 <i>P. tymensis</i>	日本 Japan	PT	Hokkaido Island	145°50'E	43°50'N	KU255082	Shikano et al. 2016b					
CI_CAN03	溪刺鱼 <i>Culaea inconstans</i>	加拿大 Canada	CI	Guelph, Ontario	—	—	NC_011577	Kawahara et al. 2009					
GW_CAN01	黑斑刺鱼 <i>Gasterosteus wheatlandi</i>		GW	Shediac River, New Brunswick	—	—	NC_011570						
GA_JPN01	三刺鱼 <i>G. aculeatus</i>	日本 Japan	GA	Akkeshi, Hokkaido	—	—	AP002944	Miya et al. 2001					