

# 长江上游鲢群体遗传多样性和遗传分化\*

翟东东<sup>1,2)</sup> 蔡金<sup>1)</sup> 喻记新<sup>1)</sup> 王莹<sup>1)</sup> 刘红艳<sup>1)</sup> 熊飞<sup>1,2)†</sup>  
段辛斌<sup>3)</sup> 刘绍平<sup>3)</sup> 陈大庆<sup>3)</sup>

(1) 江汉大学生命科学学院, 湖北省汉江流域特色生物资源保护开发与利用工程技术研究中心, 430056, 湖北武汉;

2) 江汉大学持久性有毒污染物环境与健康危害湖北省重点实验室, 430056, 湖北武汉;

3) 中国水产科学研究院长江水产研究所, 430223, 湖北武汉)

**摘要** 为了解三峡大坝、向家坝等水电工程建设后长江上游鲢群体的遗传多样性和遗传分化, 利用线粒体细胞色素 *b* (Cyt *b*) 基因分析了长江上游向家坝库区(邵女坪)、三峡库区干流(巴南、丰都、万州、太平溪)及支流(箭滩河、嘉陵江、小江)等 8 个鲢群体的遗传多样性、历史动态及群体之间的遗传分化。结果表明: 长江上游鲢群体的遗传多样性较高, 单倍型多样性为 0.770~0.876, 核苷酸多样性为 0.687%~1.967%; 8 个群体的错配分析图都呈双峰分布, 中性检验 Tajima's *D* 和 Fu's *F<sub>s</sub>* 值均为正值或统计上不显著的负值, 表明长江上游鲢群体在历史上较为稳定; 分子方差变异分析 (AMOVA) 显示, 长江上游鲢群体的遗传变异主要来自群体内部(95.87%), 仅有 4.13% 的变异来自群体之间; 群体之间的遗传分化指数 *F<sub>ST</sub>* 显示, 箭滩河群体与太平溪、小江群体之间存在显著的遗传分化, 其他群体之间遗传分化不显著; Mantel 检验显示, 群体之间的遗传分化程度与地理距离远近无相关性; 单倍型网络图显示, 长江上游鲢群体没有形成明显的系统地理格局。建议加强长江上游鲢遗传资源保护, 将产生分化的群体作为不同的管理单元进行保护。

**关键词** 长江上游; 鲢; 遗传多样性; 群体动态; 遗传分化

**中图分类号** S917.4

**DOI:** 10.12202/j.0476-0301.2020101

长江是 4 大家鱼青鱼 (*Mylopharyngodon piceus*)、草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*)、鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*) 和鳙 (*Hypophthalmichthys nobilis*) 的最主要分布区, 且其种质资源优于珠江、黑龙江水系<sup>[1]</sup>。然而, 从 20 世纪 80 年代起, 长江 4 大家鱼资源衰退严重, 亟需保护<sup>[2-3]</sup>。三峡大坝修建之后, 长江 4 大家鱼受到了极大的影响, 坝下涨水过程的减少和下泄水温的变化导致其产卵活动减少和推迟, 坝上库区的产卵场则全被淹没, 在库区上游流水江段形成了新的产卵场, 库区则成了育肥场, 形成了长江上游——三峡库区复合生态系统<sup>[4]</sup>。目前, 对长江上游 4 大家鱼的研究主要集中在早期资源方面<sup>[5-8]</sup>, 关于遗传多样性格局方面的研究相对较少。

研究表明, 目前长江上游 4 大家鱼资源主要以鲢、草鱼为主, 鳙、青鱼数量相对较少<sup>[6, 9]</sup>。关于长江上游鲢群体的遗传多样性研究主要集中在三峡库区干流: 庞美霞等<sup>[10]</sup>利用微卫星标记分析了三峡库区

干流江段鲢群体的遗传多样性; 沙航等<sup>[11]</sup>利用线粒体 COI 序列报道了宜宾、忠县、万州江段鲢群体的遗传多样性和遗传结构, 表明三峡库区鲢群体的遗传多样性较高, 且群体之间遗传分化不明显。目前, 对三峡大坝、向家坝等水电工程建设后长江上游鲢群体的遗传多样性及遗传结构还缺乏全面的了解。

线粒体 DNA 具有分子结构简单、严格的母系遗传、进化速率快等特点<sup>[12]</sup>。细胞色素 *b* (Cytochrome *b*, Cyt *b*) 基因作为线粒体 DNA 中的一个片段, 其结构和功能是目前线粒体 DNA 的 13 个蛋白质编码基因中了解得最为清楚的片段, 且进化速度适中, 因此被广泛应用于群体遗传学、分子系统学及谱系生物地理学等研究<sup>[13-15]</sup>。目前, 微卫星标记及线粒体 D-Loop、COI 基因在鲢遗传多样性研究方面已有一些报道<sup>[10-11, 16-18]</sup>, 而利用线粒体 Cyt *b* 基因对鲢群体遗传多样性的研究相对较少<sup>[17]</sup>。

本研究以长江上游不同江段 8 个鲢群体为研究

\* 国家重点研发计划资助项目 (2018YFD0900903); 国家自然科学基金资助项目 (51779105, 51979123); 湖北省汉江流域特色生物资源保护开发与利用工程技术研究中心开放基金资助项目 (2019-12); 湖北省高等学校优秀中青年科技创新团队计划资助项目 (T2020034)

† 通信作者: 熊飞 (1977—), 男, 博士, 教授。研究方向: 鱼类生态学。E-mail: xf9603@163.com

收稿日期: 2020-02-28

对象,通过线粒体 *Cyt b* 基因研究其遗传多样性、群体历史动态及遗传分化等情况,旨在了解三峡大坝、向家坝等水电工程建设后,长江上游鲢群体的遗传多样性格局,为其遗传多样性保护和管理提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 样本采集

2017年8月—2019年11月,鲢样本

采集于长江上游邵女坪、巴南、丰都、万州、太平溪、箭滩河、嘉陵江、小江8个不同的江段。邵女坪位于向家坝库区,巴南位于三峡库区库尾,丰都、万州位于三峡库区库中,太平溪位于三峡库区库首,箭滩河、嘉陵江为三峡库区库尾的支流,小江为三峡库区库中的支流(图1)。采集的鲢取背部白色肌肉置于95%的酒精中,并保存于-20℃冰箱中,以用于DNA提取。

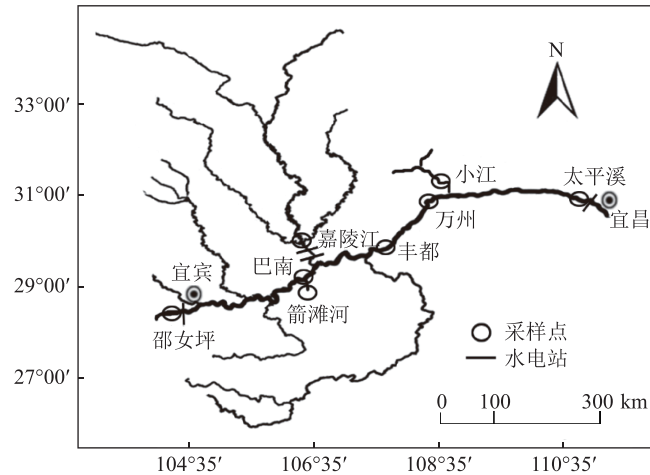


图1 长江上游鲢采样点

**1.2 基因组DNA提取、PCR扩增与测序** 剪取约50 mg 鱼体肌肉,利用成都福际生物技术有限公司的动物组织基因组DNA提取试剂盒提取基因组DNA。聚合酶链式反应(polymerase chain reaction, PCR)的总体积为30  $\mu$ L: 2 $\times$ Taq PCR MasterMix 15  $\mu$ L (含 dNTPs、MgCl<sub>2</sub>、Taq DNA 聚合酶、反应缓冲液,北京艾德莱生物科技有限公司),正、反向引物(10 mmol  $\cdot$  L<sup>-1</sup>)各1  $\mu$ L,模板DNA 3  $\mu$ L, ddH<sub>2</sub>O 10  $\mu$ L。引物序列为L14724 5'-GAC TTG AAA AAC CAC CGT TG-3' (正向)和H15915 5'-CTC CGA TCT CCG GAT TAC AAG AC-3' (反向)<sup>[19]</sup>。PCR扩增程序为:94℃预变性4 min;94℃变性45 s,55℃退火45 s,72℃延伸1 min,反应35个循环;72℃延伸10 min;4℃保存。PCR产物用1%琼脂糖凝胶电泳检测后,将目的条带清晰的样品送至天一辉远生物科技有限公司,完成纯化回收和序列测定。

**1.3 数据分析** 参照测序峰图,利用MEGA7软件对序列进行比对、编辑和校正<sup>[20]</sup>。使用DnaSP v5.10计算多态位点数目、单倍型数目、单倍型多样性( $H_d$ )和核苷酸多样性( $P_1$ )<sup>[21]</sup>。通过Arlequin v 3.0进行Tajima's  $D$ 和Fu's  $F_s$ 中性检验来推测群体在历史上是否经历过种群扩张<sup>[22]</sup>,并通过DnaSP v5.10软件进行错配分析来验证群体在历史上是否经历过种群扩

张<sup>[21]</sup>。使用Arlequin v 3.0进行分子方差变异分析(AMOVA)<sup>[23]</sup>和成对遗传分化指数( $F_{ST}$ )的计算<sup>[22]</sup>。利用R软件运行vegan数据包<sup>[24]</sup>进行两两群体之间的 $F_{ST}$ 和地理距离的Mantel检验,检验遗传分化程度与地理距离远近的相关性<sup>[25]</sup>。地理距离通过Google Earth软件测量采样点之间的沿河距离获得,并进行ln转换。使用MEGA7来构建单倍型NJ(Neighbor-joining)系统发育树<sup>[20]</sup>。使用Network 10.0中的中接法(Median-joining)构建单倍型网络图<sup>[26]</sup>。

## 2 结果

**2.1 序列变异特征** 本研究获得了241尾鲢个体的*Cyt b*基因全序列,序列长度为1140 bp,序列中无碱基的缺失和插入。241个个体的*Cyt b*基因序列的平均碱基组成为:碱基A+T数量比例为58.2%,碱基G+C为41.8%。在这241条*Cyt b*序列中,共有76个变异位点,占总位点数的6.67%,其中70个为简约信息位点,另6个为单一变异位点。

**2.2 遗传多样性与群体历史动态** 本研究共计获得了22种单倍型(GenBank登录号:MT002850-MT002871),每一个群体的单倍型数目为5~12种。8个群体的单倍型多样性为0.770~0.876,小江群体最低,万州群体最高,平均单倍型多样性为0.849;核苷酸多样性为

0.687%~1.967%, 小江群体最低, 箭滩河群体最高, 平均核苷酸多样性为 1.438%(表 1).

邵女坪、巴南、丰都、万州、太平溪、箭滩河、嘉陵江、小江采样点的鲢群体的错配分析图都呈双峰分布, 表明这 8 个鲢群体在历史上都没有发生过

群体扩张和瓶颈效应, 群体比较稳定(图 2). 太平溪、小江群体的中性检验 Tajima's  $D$  为负值, 但  $P$  值不显著; 8 个群体的 Fu's  $F_s$  均为正值, 这也表明 8 个鲢群体在历史上没有发生过群体扩张, 较为稳定(表 1).

表 1 长江上游 8 个鲢群体的遗传多样性和中性检验

采集点	样本量	多态位点	单倍型数目	单倍型多样性	核苷酸多样性	Tajima's $D$	$P$	Fu's $F_s$	$P$
邵女坪	33	46	8	0.852±0.035	0.01163±0.00270	0.61998	0.772	9.18557	0.993
巴南	33	64	11	0.858±0.045	0.01676±0.00294	0.78503	0.831	8.13527	0.989
丰都	35	61	8	0.776±0.050	0.01512±0.00259	0.60020	0.782	12.77891	0.995
万州	36	68	12	0.876±0.035	0.01691±0.00258	0.64403	0.815	7.79298	0.976
太平溪	36	62	8	0.822±0.034	0.01034±0.00266	-0.77406	0.237	8.75105	0.987
箭滩河	24	62	8	0.841±0.049	0.01967±0.00199	1.37276	0.944	10.88757	0.998
嘉陵江	13	46	5	0.833±0.060	0.01623±0.00385	1.10786	0.909	8.61277	1.000
小江	31	46	8	0.770±0.057	0.00687±0.00180	-1.17912	0.099	4.45973	0.938
合计	241	76	22	0.849±0.013	0.01438±0.00104	0.39708	0.674	8.82548	0.985

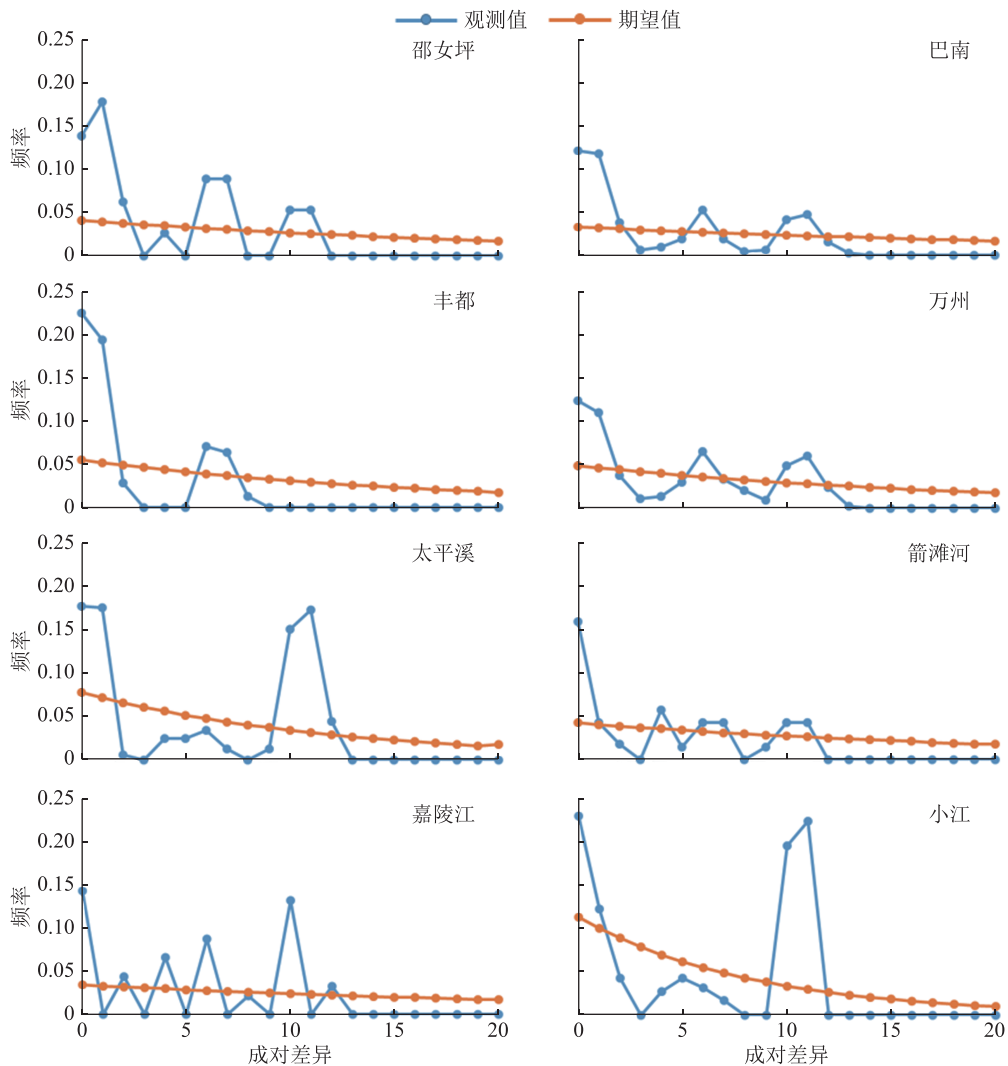


图 2 8 个鲢群体的错配成对比较分析

**2.3 遗传分化** AMOVA显示长江上游鲢群体95.87%的变异来自群体内部, 仅有4.13%的变异来自群体之间, 表明长江上游鲢群体的遗传变异主要来自群体内部(表2)。群体之间的成对遗传分化指数 $F_{ST}$ 显示, 箭滩河群体与太平溪、小江群体之间存

在显著的遗传分化( $F_{ST}=0.15366$ 、 $0.20760$ ,  $P<0.05$ ), 其他群体之间遗传分化不显著(表3)。群体之间的地理距离如表3所示, Mantel检验表明, 长江上游8个鲢群体之间遗传分化程度与地理距离远近无相关性( $r=0.04365$ ,  $P=0.46$ )。

表2 基于线粒体Cyt b基因的8个鲢群体的分子变异方差分析

变异来源	自由度	平方和	变异分量	变异百分比/%	$F_{ST}$	$P$
群体间	7	126.478	0.34047	4.13	0.04131	0.00587
群体内	233	1840.867	7.90071	95.87		
总计	240	1967.345	8.24118			

表3 8个鲢群体的成对 $F_{ST}$ 值(左下角)和地理距离(右上角, 单位为km)

采样点群体	邵女坪	巴南	丰都	万州	太平溪	箭滩河	嘉陵江	小江
邵女坪		396.4	608.5	763.1	1045.5	402.3	522.6	823.5
巴南	-0.00502		212.1	366.6	649.1	5.9	126.2	427.1
丰都	-0.00060	-0.01508		154.5	437.0	218.0	276.3	215.0
万州	-0.00403	-0.02551	-0.01357		282.5	372.5	430.8	60.5
太平溪	0.05004	0.05862	0.11724	0.05908		655.0	713.3	270.6
箭滩河	0.07759	0.01659	0.02297	0.00243	0.15366*		132.1	433.0
嘉陵江	-0.01603	-0.03184	-0.01467	-0.04393	0.03513	-0.02428		491.3
小江	0.06577	0.09583	0.15171	0.09323	-0.01370	0.20760*	0.08001	

\*表示经过Bonferroni校正之后 $P<0.05$ 。

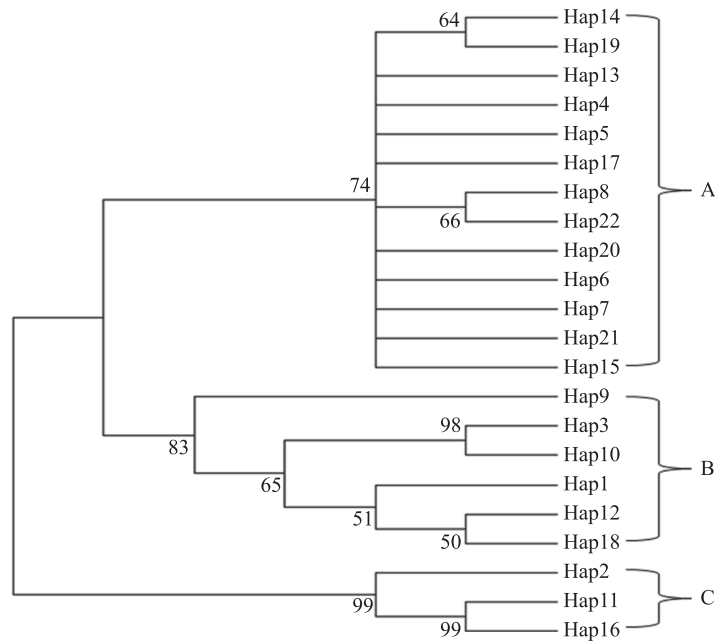
**2.4 系统发育关系分析** NJ系统发育树和单倍型网络图都表明这22种单倍型分成了3支: Hap2、Hap11、Hap16聚为一支, Hap1、Hap3、Hap9、Hap10、Hap12、Hap18聚为一支, 其他13种单倍型聚为一支(图3、4)。通过单倍型网络图可知, 3个分支都被8个群体所共享, 其中: Hap1、Hap2、Hap3、Hap5、Hap8是5个最主要的单倍型, 都被7或8个群体所共享; Hap12~Hap14、Hap16~Hap22虽只属于某一个群体, 但它们仅代表1~3个个体, 因此整体上没有形成明显的系统地理格局(图4)。

### 3 讨论

**3.1 遗传多样性与群体历史动态** 遗传多样性是生物长期进化的产物, 是评估生物资源现状的重要参数, 遗传多样性越高, 生物对环境改变的适应能力和抵抗疾病的能力就越强<sup>[27-29]</sup>。单倍型多样性和核苷酸多样性是衡量生物遗传多样性高低的2个重要指标。本研究中, 8个鲢群体的整体单倍型多样性为0.849, 高于长江上游草鱼的0.726<sup>[30]</sup>、黑尾近红鲌的0.786<sup>[31]</sup>, 而低于蛇鮈的0.872<sup>[32]</sup>; 整体核苷酸多样性为1.438%, 高于长江上游草鱼的0.086%<sup>[30]</sup>、黑尾

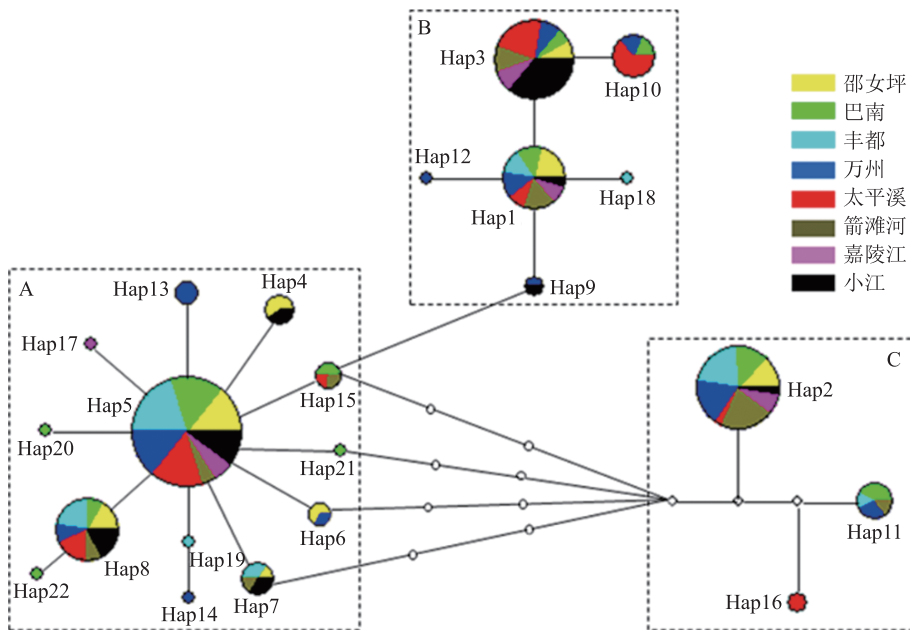
近红鲌的0.141%<sup>[31]</sup>、蛇鮈的0.400%<sup>[32]</sup>等, 表明长江上游鲢遗传多样性处于较高水平, 与王长忠等<sup>[16]</sup>、庞美霞等<sup>[10]</sup>、陈会娟等<sup>[17]</sup>、沙航等<sup>[11]</sup>的分析结果基本一致(表4)。通过表4中同一研究不同群体比较, 发现长江上游鲢遗传多样性要略高于长江中游<sup>[11, 16-17]</sup>。由于缺乏葛洲坝、三峡大坝截流之前长江上游的数据, 长江上、中游鲢群体遗传多样性的差异究竟是历史演化形成的, 还是人类活动导致的, 有待进一步研究。综合分析认为, 虽然面临着过度捕捞、生境破碎化、水环境污染等威胁, 长江鲢遗传多样性目前仍保持较高水平<sup>[10-11, 16-18, 33-34]</sup>(表4), 这对长江鲢种质资源保护和恢复具有积极的意义, 但若上述威胁持续存在, 长江鲢群体遗传多样性将会受到怎样的影响, 值得继续关注。

鱼类群体遗传多样性的高低和群体历史动态有必然的联系, 发生过瓶颈效应的群体, 遗传多样性较低<sup>[35]</sup>。一般情况下, 有3种方法可用于推测群体历史动态: 1) 错配分析图呈单峰分布, 表明群体经历了种群扩张; 呈双峰分布, 表明群体没有经历过种群扩张, 较为稳定<sup>[36-37]</sup>。2) 利用中性检验 Tajima's  $D$  和 Fu's  $F_s$  推测群体历史动态, 其数值均 $<0$ , 且统计上



字母 A、B、C 代表 3 个分支。

图 3 基于线粒体 Cyt b 基因序列构建的鲢单倍型 NJ 系统发育树



每一个圆圈代表 1 种单倍型，圆圈的大小与单倍型所含的个体数成正比例，节点间的空心点代表缺失的单倍型，字母 A、B、C 代表 3 个分支。

图 4 基于线粒体 Cyt b 基因序列构建的鲢 22 种单倍型网络

显著表明群体可能经历了种群扩张<sup>[38-39]</sup>。3) Grant 等<sup>[40]</sup>提出了一个较简单的模式, 利用  $H_d$ 、 $P_i$  来推测群体的历史动态: 当  $H_d \geq 0.5$ 、 $P_i \geq 0.5\%$  时, 表示群体稳定, 具有较悠久的进化历史; 当  $H_d \geq 0.5$ 、 $P_i < 0.5\%$  时, 表示群体是经历瓶颈效应后迅速扩张而来; 当  $H_d < 0.5$ 、 $P_i \geq 0.5\%$  时, 表明群体经历了轻微的瓶颈效应, 几乎没有影响到核苷酸变异; 当  $H_d < 0.5$ 、 $P_i < 0.5\%$  时, 表明群体近期经历了瓶颈效应。本研究中, 上述

3 种检验方法都表明长江上游 8 个鲢群体比较稳定, 在历史上没有发生过瓶颈效应和种群扩张, 这是长江上游鲢群体遗传多样性较高的一个重要原因。

**3.2 遗传分化** 地理距离模型表明群体之间的地理距离越大, 基因交流的概率就会减小, 群体之间更容易出现遗传分化<sup>[41]</sup>。本研究的 Mantel 检验结果表明, 鲢群体之间的遗传分化程度与地理距离远近不存在相关性, 因此本研究结果不遵循地理距离模型。NJ

表 4 长江水系鲢遗传多样性研究

采样地点	采样年份	分子标记	遗传多样性	参考文献
长江上游(宜宾)	2018*	COI	0.8890、0.0072 ( $H_d$ , $P_i$ )	[11]
长江上游(江津)	2016	Cyt <i>b</i>	0.8100、0.0153 ( $H_d$ , $P_i$ )	[17]
长江上游(江津)	2016	D-Loop	0.9180、0.0292 ( $H_d$ , $P_i$ )	[17]
长江上游(木洞)	2012—2013	SSR	0.7860、0.8380 ( $H_o$ , $H_e$ )	[10]
长江上游(忠县)	2012—2013	SSR	0.8460、0.8410 ( $H_o$ , $H_e$ )	[10]
长江上游(忠县)	2018*	COI	0.4760、0.0022 ( $H_d$ , $P_i$ )	[11]
长江上游(万州)	2008*	SSR	0.8340、0.7130 ( $H_o$ , $H_e$ )	[16]
长江上游(万州)	2018*	COI	0.9450、0.0098 ( $H_d$ , $P_i$ )	[11]
长江上游(云阳)	2012—2013	SSR	0.7960、0.8280 ( $H_o$ , $H_e$ )	[10]
长江上游(巫山)	2012—2013	SSR	0.7840、0.8340 ( $H_o$ , $H_e$ )	[10]
长江上游(秭归)	2012—2013	SSR	0.8300、0.8470 ( $H_o$ , $H_e$ )	[10]
长江中游(嘉鱼、武昌)	2000*	RAPD	2.4991 ( $H$ )	[34]
长江中游(监利)	2008*	SSR	0.7750、0.6230 ( $H_o$ , $H_e$ )	[16]
长江中游(嘉鱼、黄冈)	2016	Cyt <i>b</i>	0.6825、0.0024 ( $H_d$ , $P_i$ )	[17]
长江中游(嘉鱼、黄冈)	2016	D-Loop	0.8960、0.0079 ( $H_d$ , $P_i$ )	[17]
长江中游(石首、监利)	2018*	COI	0.7180、0.0042 ( $H_d$ , $P_i$ )	[11]
长江中、下游(石首、九江、芜湖)	1993—1995	mtDNA-RFLP	0.6810、0.0180 ( $G_a$ , $P_i$ )	[33]
长江下游(彭泽)	2012	SSR	0.8180、0.8500 ( $H_o$ , $H_e$ )	[18]
汉江	2000*	RAPD	1.9611 ( $H$ )	[34]
湘江	2000*	RAPD	2.6319 ( $H$ )	[34]
湘江	2018*	COI	0.6520、0.0025 ( $H_d$ , $P_i$ )	[11]
赣江	2012	SSR	0.7990、0.8240 ( $H_o$ , $H_e$ )	[18]
鄱阳湖	2012	SSR	0.8180、0.8370 ( $H_o$ , $H_e$ )	[18]

含 2 个及以上采样点的, 遗传多样性数值为平均值。  $G_a$  为基因型多样性;  $P_i$  为核苷酸多样性;  $H$  为多态座位多样性;  $H_o$  为观测杂合度;  $H_e$  为期望杂合度;  $H_d$  为单倍型多样性。 COI 为细胞色素 c 氧化酶亚基 I; Cyt *b* 为细胞色素 *b*; D-Loop 为线粒体 DNA 控制区; SSR 为简单重复序列; RAPD 为随机扩增多态性 DNA; RFLP 为限制性片段长度多态性。 \* 表示文献中未交代采样时间, 故只能提供投稿时间。

系统发育树和单倍型网络图也表明长江上游鲢群体虽然分成了 3 个分支, 但没有形成明显的系统地理格局, 表明遗传格局现状和地理位置没有相关性。朱晓东等<sup>[42]</sup>和郭稳杰等<sup>[43]</sup>利用微卫星标记研究鲢群体遗传结构时, 也发现鲢群体间的遗传距离与地理距离无相关性。这种结果的出现可能有 2 个方面的原因: 1) 鲢是半洄游性鱼类, 繁殖季节需要洄游到上游流水江段产卵, 活动范围较大, 且产的漂流性鱼卵随水流漂流而发育<sup>[44]</sup>, 增加了不同群体之间的随机性基因交流; 2) 长江上游各地鲢增殖放流活动可能影响了鲢群体的遗传分化格局。Gonzalez 等<sup>[45-46]</sup>研究结果表明, 增殖放流使日本广岛湾不同黑鲷 (*Acanthopagrus schlegelii*) 野生群体遗传同质化较明显。另外, 本研究发现箭滩河样点群体与太平溪、小江群体之间存在显著的遗传分化, 而其他群体之间不存在遗传分化, 也可能和增殖放流个体对实验结果的影响有关。

地理隔离也是造成群体之间产生遗传分化的主要原因, 比如大坝的阻隔会导致隔离群体的有效种群数目减少, 增加群体内部的遗传漂变和阻碍群体之间的基因交流, 从而导致群体之间产生遗传分化<sup>[47-48]</sup>。

本研究中, 邵女坪群体与其他群体被向家坝阻隔, 嘉陵江群体与其他群体被草街水电站和井口水电站阻隔, 但目前邵女坪群体、嘉陵江群体与其他群体之间均不存在显著的遗传分化。这种结果的出现可能主要和以下 2 个因素有关: 1) 阻隔大坝修建时间距今较短(向家坝 2008 年截流, 草街水电站 2005 年截流, 井口水电站尚在修建), 坝上坝下群体之间遗传差异积累较少, 如 Reid 等<sup>[49]</sup>研究表明大坝修建时间是影响坝上坝下群体产生遗传分化的主要因素之一; 2) 与遗传标记的选择有关, Wang 等<sup>[50]</sup>研究表明, 不同的遗传标记在研究同一问题时, 会呈现出不一样的结果, 因此, 后续需要增加微卫星、单核苷酸多态性等多种分子标记进行研究。

**3.3 保护措施** 虽然长江上游鲢遗传多样性尚处于较高水平, 但其资源量已呈现出急剧下降的趋势<sup>[2-3]</sup>。如果不加以保护, 必然会有一些稀有单倍型的丢失, 从而导致遗传多样性下降。例如 Hap12~Hap14、Hap16~Hap22 只代表 1~3 个个体, 且只属于某一个群体, 这些单倍型在遗传漂变作用下很容易丢失<sup>[51]</sup>。因此, 对于拥有较多稀有单倍型的巴南、丰都、万州群体, 应着重保护。另外, 箭滩河群体与小江、太平溪群体已

产生了明显的遗传分化,因此在保护工作中,应分不同的管理保护单元<sup>[52]</sup>。

#### 4 参考文献

- [1] 李思发,吴力钊,王强,等. 长江、珠江、黑龙江鲢、鳙、草鱼种质资源研究[M]. 上海:上海科学技术出版社,1990
- [2] CHEN D, XIONG F, WANG K, et al. Status of research on Yangtze fish biology and fisheries[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2009, 85(4): 337
- [3] CHEN Y, QU X, XIONG F, et al. Challenges to saving China's freshwater biodiversity: fishery exploitation and landscape pressures[J]. *Ambio*, 2020, 49: 926
- [4] 余志堂. 大型水利枢纽对长江鱼类资源影响的初步评价(一)[J]. *水利渔业*, 1988(2): 38
- [5] 刘绍平,陈大庆,段辛斌,等. 长江中上游四大家鱼资源监测与渔业管理[J]. *长江流域资源与环境*, 2004, 13(2): 183
- [6] 段辛斌. 长江上游鱼类资源现状及早期资源调查研究[D]. 武汉:华中农业大学,2008
- [7] 彭期冬,廖文根,李翀,等. 三峡工程蓄水以来对长江中游四大家鱼自然繁殖影响研究[J]. *工程科学与技术*, 2012, 44(增刊2): 228
- [8] 周雪,王珂,陈大庆,等. 三峡水库生态调度对长江监利江段四大家鱼早期资源的影响[J]. *水产学报*, 2019, 43(8): 1781
- [9] 姜伟. 长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区干流江段鱼类早期资源研究[D]. 武汉:中国科学院水生生物研究所,2009
- [10] 庞美霞,俞小牧,童金苟. 三峡库区5个鲢群体遗传变异的微卫星分析[J]. *水生生物学报*, 2015, 39(5): 869
- [11] 沙航,罗相忠,李忠,等. 基于COI序列的长江中上游鲢6个地理群体遗传多样性分析[J]. *中国水产科学*, 2018, 25(4): 783
- [12] 肖武汉,张亚平. 鱼类线粒体DNA的遗传与进化[J]. *水生生物学报*, 2000, 24(4): 384
- [13] 辛翠娜,彭建军,王莹,等. Cyt b分子标记技术在物种鉴定中的应用[J]. *野生动物学报*, 2009, 30(4): 217
- [14] TIAN C, YANG M, LIANG X F, et al. Population genetic structure of *Siniperca chuatsi* in the middle reach of the Yangtze River inferred from mitochondrial DNA and microsatellite loci[J]. *Mitochondrial DNA*, 2015, 26(1): 61
- [15] 王雪,唐琼英,刘飞,等. 赤水河两种荷马条鳅属鱼类的遗传多样性及谱系生物地理学过程分析[J]. *水生生物学报*, 2017, 41(2): 356
- [16] 王长忠,梁宏伟,邹桂伟,等. 长江中上游两个鲢群体遗传变异的微卫星分析[J]. *遗传*, 2008, 30(10): 1341
- [17] 陈会娟,刘明典,汪登强,等. 长江中上游4个鲢群体遗传多样性分析[J]. *淡水渔业*, 2018, 48(1): 20
- [18] 于悦,庞美霞,俞小牧,等. 利用微卫星分子标记分析长江、赣江和鄱阳湖鲢群体遗传结构[J]. *华中农业大学学报*, 2016, 35(6): 104
- [19] XIAO W, ZHANG Y, LIU H. Molecular systematics of xenocyprinae (teleostei: cyprinidae): taxonomy, biogeography, and coevolution of a special group restricted in East Asia[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2001, 18(2): 163
- [20] KUMAR S, STECHER G, TAMURA K. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2016, 33(7): 1870
- [21] LIBRADO P, ROZAS J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data[J]. *Bioinformatics*, 2009, 25(11): 1451
- [22] EXCOFFIER L, ESTOUP A, CORNUET J M. Bayesian analysis of an admixture model with mutations and arbitrarily linked markers[J]. *Genetics*, 2005, 169(3): 1727
- [23] EXCOFFIER L, SMOUSE P E, QUATTRO J M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data[J]. *Genetics*, 1992, 131(2): 479
- [24] DIXON P. VEGAN, a package of R functions for community ecology[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(6): 927
- [25] MANTEL N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach[J]. *Cancer Research*, 1967, 27(2): 209
- [26] BANDELT H J, FORSTER P, RÖHL A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1999, 16(1): 37
- [27] ALTIZER S, HARVELL D, FRIEDLE E. Rapid evolutionary dynamics and disease threats to biodiversity[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18(11): 589
- [28] ALLENDORF F W, ENGLAND P R, LUIKART G, et al. Genetic effects of harvest on wild animal populations[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2008, 23(6): 327
- [29] PINSKY M L, PALUMBI S R. Meta-analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations[J]. *Molecular Ecology*, 2014, 23(1): 29
- [30] ZHAO J, CAO Y, LI S, et al. Population genetic structure and evolutionary history of grass carp *ctenopharyngodon idella* in the Yangtze River, China[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2011, 90(1): 85
- [31] ZHAI D, LI W, LIU H, et al. Genetic diversity and temporal changes of an endemic cyprinid fish species, *ancherythroculter nigrocauda*, from the upper reaches of Yangtze River[J]. *Zoological Research*, 2019, 40(5): 427
- [32] 李小兵,唐琼英,俞丹,等. 长江上游干流及赤水河蛇遗传多样性与种群历史分析[J]. *动物学杂志*, 2016, 51(5): 833
- [33] 李思发,吕国庆,贝纳切兹 L. 长江中下游鲢鳙草青四大家鱼线粒体DNA多样性分析[J]. *动物学报*, 1998, 44(1):

- 82
- [34] 张四明, 汪登强, 邓怀, 等. 长江中游水系鲢和草鱼群体 mtDNA 遗传变异的研究[J]. 水生生物学报, 2002, 26(2): 142
- [35] YANG X, SUN J, XUE X, et al. Invasion genetics of the Western Flower Thrips in China: evidence for genetic bottleneck, hybridization and bridgehead effect[J]. PLoS One, 2012, 7(4): e34567
- [36] SLATKIN M, HUDSON R R. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations[J]. Genetics, 1991, 129(2): 555
- [37] ROGERS A R, HARPENDING H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences[J]. Molecular Biology and Evolution, 1992, 9(3): 552
- [38] TAJIMA F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism[J]. Genetics, 1989, 123(3): 585
- [39] FU Y X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection[J]. Genetics, 1997, 147(2): 915
- [40] GRANT W A S, BOWEN B W. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation[J]. Journal of Heredity, 1998, 89(5): 415
- [41] WRIGHT S. Isolation by distance[J]. Genetics, 1943, 28: 114
- [42] 朱晓东, 耿波, 李娇, 等. 利用30个微卫星标记分析长江中下游鲢群体的遗传多样性[J]. 遗传, 2007, 29(6): 705
- [43] 郭稳杰. 鲢群体遗传结构及比较基因组作图研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2013
- [44] 曹文宣, 常剑波, 乔晔, 等. 长江鱼类早期资源 [M]. 北京: 中国水利水电出版社, 2007
- [45] GONZALEZ E B, NAGASAWA K, UMINO T. Stock enhancement program for black sea bream (*Acanthopagrus schlegelii*) in Hiroshima Bay: Monitoring the genetic effects[J]. Aquaculture, 2008, 276(1/2/3/4): 36
- [46] GONZALEZ E B, UMINO T. Fine-scale genetic structure derived from stocking black sea bream, *Acanthopagrus schlegelii* (Bleeker, 1854), in Hiroshima Bay, Japan[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2009, 25(4): 407
- [47] JAGER H I, CHANDLER J A, LEPLA K B, et al. A theoretical study of river fragmentation by dams and its effects on White Sturgeon populations[J]. Environmental Biology of Fishes, 2001, 60(4): 347
- [48] HÄNFLING B, WEETMAN D. Concordant genetic estimators of migration reveal anthropogenically enhanced source-sink population structure in the river sculpin, *Cottus gobio*[J]. Genetics, 2006, 173(3): 1487
- [49] REID S M, WILSON C C, MANDRAK N E, et al. Population structure and genetic diversity of black redhorse (*Moxostoma duquesnei*) in a highly fragmented watershed[J]. Conservation Genetics, 2008, 9(3): 531
- [50] WANG W, QIAO Y, LI S, et al. Low genetic diversity and strong population structure shaped by anthropogenic habitat fragmentation in a critically endangered primate, *Trachypithecus leucocephalus*[J]. Heredity, 2017, 118(6): 542
- [51] YAMAMOTO S, MORITA K, KOIZUMI I, et al. Genetic differentiation of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) populations after habitat fragmentation: spatial-temporal changes in gene frequencies gene frequencies[J]. Conservation Genetics, 2004, 5(4): 529
- [52] MORITZ C. Defining "evolutionary significant units" for conservation[J]. Trends in Ecology & Evolution, 1994, 9(10): 373

## Genetic diversity and population differentiation of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in the upper reaches of the Yangtze River

ZHAI Dongdong<sup>1,2)</sup> CAI Jin<sup>1)</sup> YU Jixin<sup>1)</sup> WANG Ying<sup>1)</sup> LIU Hongyan<sup>1)</sup> XIONG Fei<sup>1,2)†</sup>  
DUAN Xinbin<sup>3)</sup> LIU Shaoping<sup>3)</sup> CHEN Daqing<sup>3)</sup>

(1) School of Life Sciences, Jiangnan University, Hubei Engineering Research Center for Protection and Utilization of Special Biological Resources in the Hanjiang River Basin, 430056, Wuhan, Hubei, China;

2) Hubei Key Laboratory of Environmental and Health Effects of Persistent Toxic Substances, Jiangnan University, 430056, Wuhan, Hubei, China;

3) Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Science, 430223, Wuhan, Hubei, China)

**Abstract** Impacts of hydropower projects (Three Gorges Dam and Xiangjiaba Dam) on genetic diversity and population differentiation of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in the upper reaches of the Yangtze River were

examined. Mitochondrial cytochrome *b* (Cyt *b*) was analyzed in silver carps from Xiangjiaba Reservoir (Shaonvping), the main stream (Banan, Fengdu, Wanzhou, Taipingxi) and tributaries (Jiantanhe, Jialingjiang, Xiaojiang) of the Three Gorges Reservoir. The haplotype diversity was found to range from 0.770 to 0.876, nucleotide diversity range from 0.687% to 1.967%, suggesting high levels of genetic diversity. Mismatch distribution in 8 populations showed unimodal distribution. Tajima's *D* and Fu's  $F_S$  test values were either positive or negative, but statistically insignificant, indicating that these silver carp populations were stable. AMOVA analysis found that 95.87% of genetic variations occurred within populations, 4.13% occurred among populations. Pairwise  $F_{ST}$  values suggested that there was no significant genetic differentiation between each population pair, other than those between Jiantanhe and Xiaojiang, Taipingxi populations. Mantel test suggested no correlation between extent of genetic differentiation among populations and geographic distance. Haplotype network suggested no apparent genealogical geographic pattern. We urge to strengthen the protection of genetic resources, and to protect differentiated populations.

**Keywords** the upper reaches of the Yangtze River; silver carp; genetic diversity; population dynamics; genetic differentiation

【责任编辑:刘先勤】