

文章编号: 1674-5566(2024)03-0521-12

DOI: 10.12024/jsou.20231104342

## 鳊长江中下游群体的D-loop序列遗传分析

傅建军, 朱文彬, 罗明坤, 王兰梅, 董在杰

(中国水产科学研究院淡水渔业研究中心 农业农村部淡水渔业与种质资源利用重点实验室, 江苏 无锡 214081)

**摘要:** 为了探究长江中下游鳊的种质遗传现状, 该研究收集了石首(SS)、长沙(CS)、瑞昌(RC)、扬州(YZ)和张家港(ZJG)的长江种群(YR, 219尾), 对其D-loop序列进行检测分析, 并结合NCBI下载整理的珠江种群(PR, 213尾)和北美种群(NA, 33尾)开展比较研究。结果显示, 在YR、PR和NA的D-loop序列中分别检测到35、96和11个变异位点, 并分别界定37、62和3个单倍型。在长江中下游的5个鳊群体中, 单倍型多样性( $H_d$ )为0.798~0.897, 核苷酸多样性( $\pi$ )为0.00338~0.00653。长江中下游5个鳊群体间, RC与ZJG ( $F_{ST}=0.012$ )和CS与YZ ( $F_{ST}=0.018$ )的遗传分化不显著, 其余群体间均存在显著遗传分化 ( $F_{ST}$ 为0.031~0.125); 群体间检测到不同程度的基因流 ( $N_m$ 为3.509~39.993)。基于单倍型网络分析, 长江中下游的鳊D-loop序列单倍型存在多个分支, 并在群体间存在明显的共享; YR和PR的中心单倍型存在广泛共享, PR的特有单倍型均为外围单倍型, 并推测NA的形成存在不同的遗传来源。基于中性检验结果, 推测PR在历史上经历过种群扩张。研究表明, 长江和珠江的鳊种群维持了较高的遗传多样性, 可为其种质资源保护和利用奠定物质基础。

**关键词:** 鳊; 线粒体DNA; D-loop序列; 种群多样性; 遗传分化

**中图分类号:** S917.4 **文献标志码:** A

鳊(*Hypophthalmichthys nobilis*)是我国大宗淡水鱼之一, 其2022年全国养殖产量为326.85万t, 在淡水养殖鱼类中位列第三<sup>[1]</sup>。鳊天然分布于海河、黄河、长江、钱塘江和珠江等淡水流域; 其中, 长江和珠江的种群资源尤为丰富<sup>[2-3]</sup>, 是人工繁殖亲本更新和补充的重要来源, 为鳊养殖业的可持续发展提供种质保障。此外, 由于养殖引种及逃逸, 鳊在黑龙江水系以及国外一些天然水域也形成了野外种群<sup>[3-4]</sup>。然而, 受过度捕捞、水利设施建设和环境污染等因素影响, 天然水域中鳊的自然资源呈现持续衰减趋势<sup>[5-6]</sup>。此外, 各水系洪涝频繁, 难以避免养殖个体的逃逸<sup>[7]</sup>。规模化的增殖放流, 进一步导致人工繁殖子代混入野外种群<sup>[8]</sup>。这些因素都可能对鳊天然种群的遗传结构造成影响。因此, 有必要开展对鳊种质现状的遗传分析。

长江和珠江是鳊的重要种源地, 研究人员针对其不同群体的形态和遗传差异开展了较多研究。李思发等<sup>[9-10]</sup>通过形态指标和同工酶的研究发现长江和珠江水系鳊原种在形态特征和生化遗传结构上均存在明显差异。在对长江流域鳊的群体遗传研究中, LU等<sup>[11]</sup>、李思发等<sup>[12]</sup>和单淇等<sup>[13]</sup>利用RFLP技术分别对鳊不同群体进行遗传分析, 认为长江水系可能存在不同的遗传来源。近年来, 诸多基于微卫星标记的研究发现鳊长江种群资源(野外捕捞群体、原良种场亲本及后备亲本)维持了较高的遗传多样性<sup>[8, 14-17]</sup>。其中, ZHU等<sup>[16]</sup>研究认为长江种群可能存在多个原始类群, 不同地理群体间存在广泛的基因交流。此外, 冯晓婷等<sup>[8]</sup>研究发现增殖放流子代对江苏段野外群体的贡献率为6.11%。在对珠江流域鳊的群体遗传研究中, LI等<sup>[18]</sup>基于线粒体序列的研究

收稿日期: 2023-11-13 修回日期: 2024-02-20

基金项目: 国家现代农业产业技术体系(CARS-45); 农业生物育种重大项目(2023ZD0405405); 中央级公益性科研院所基本科研业务费项目(2023JBFZ02, 2023JBFM07)

作者简介: 傅建军(1986—), 男, 博士, 研究方向为水产动物遗传育种。E-mail: fujj@ffrc.cn

通信作者: 董在杰, E-mail: dongzj@ffrc.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydx.com>

认为鳙珠江种群具有较高遗传多样性,并受到了长江种群严重的遗传渐渗。此外,针对鳙移居(或入侵)种群的遗传分析也有开展。严骏骢等<sup>[19]</sup>采用 AFLP 技术研究发现鳙土著群体与国内外移居群体间存在显著分化;在 LI 等<sup>[20]</sup>和 FARRINGTON 等<sup>[21]</sup>基于线粒体序列的研究中,均发现鳙北美种群的单倍型数量较少,分别仅为 3 个和 4 个。相较而言,李思发等<sup>[10, 22]</sup>研究发现鳙长江种群比珠江种群呈现更高的遗传多样性和更快的生长速度。然而,在严骏骢等<sup>[19]</sup>、LI 等<sup>[20]</sup>和 FARRINGTON 等<sup>[21]</sup>基于不同分子标记的研究中,鳙珠江种群均呈现出较长江种群更高的遗传多样性。这些研究结果所呈现出的差异,可能与采集群体和样本量的差异有关。鉴于鳙广泛的自然分布,在重要水域收集更多样本开展群体遗传研究,有助于对其种质资源的合理评估。

线粒体序列具有结构简单、重组率低和进化速度快等特点,是鱼类群体遗传分析的重要分子标记<sup>[23-24]</sup>。其中,D-loop 序列缺少编码压力,具有更高的突变速率,被广泛用于鱼类群体遗传多样性和种群结构等研究<sup>[25-26]</sup>。在以往对鳙的群体遗传研究中,基于线粒体序列特定酶切位点的检测技术难以完整反映所测序列的变异信息<sup>[11-13]</sup>。在基于对线粒体序列测序的研究中,LI 等<sup>[18]</sup>较全面地分析了珠江流域 9 个群体的遗传多样性情况,但其所用长江种群仅有 7 尾。此外,LI 等<sup>[20]</sup>的相关研究中也存在部分种群样本量较少的情况,其中珠江种群仅有 15 尾。鉴于部分研究开展的时间相对久远,加之检测技术和样本量等局限性,

有必要利用更多样本材料开展遗传分析,以探究我国鳙种质资源的遗传多样性现状。目前,公共数据库已有鳙珠江种群<sup>[18]</sup>和北美种群<sup>[21]</sup>的 D-loop 序列信息。本研究收集了长江中下游鳙的 5 个群体,通过测定 D-loop 序列并开展遗传分析,可进一步补充鳙的群体遗传信息,以期为其种质资源保护和利用提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

根据鳙国家级原种场的分布、原种收集和保存情况,本研究收集了长江中下游鳙的 4 个原种群体;考虑到长江下游作为鳙的重要索饵场,具有丰富的种群资源,本研究还采集了 1 个野外群体(表 1)。其中,来自石首(SS, 48 尾)和瑞昌(RC, 48 尾)的原种群体均为所在长江江段的野生鱼苗捕获后培育而成;长沙(CS, 32 尾)的原种群体是从洞庭湖的野生鱼苗捕获后培育而成;来自扬州(YZ, 43 尾)的原种群体由安徽枞阳江段的野生鱼苗捕获后培育而成<sup>[18]</sup>;上述 4 个原种群体均从国家级原种场采集,与张家港(ZJG, 48 尾)江段的野外捕捞群体共同代表长江种群(YR, 219 尾)。

实验中,剪取鳍条组织,保存于无水乙醇。采用试剂盒[DP324,天根生化科技(北京)有限公司,中国]提取基因组 DNA,通过 1% 琼脂糖凝胶电泳检测其完整性,经 NanoDrop Lite 分光光度计(赛默飞,美国)检测浓度。将 DNA 浓度稀释到 20 ng/ $\mu$ L,于 -20 °C 保存备用。

表 1 鳙群体来源的基本信息  
Tab. 1 Basic information of stocks in bighead carp

群体 Stock	数量 Count/尾	采集地 Sampling location	样本属性 Sample category
石首 SS	48	湖北石首老河长江四大家鱼原种场	野生幼鱼培育的原种亲本
长沙 CS	32	湖南省鱼类原种场	野生幼鱼培育的原种亲本
瑞昌 RC	48	江西瑞昌长江四大家鱼原种场	野生幼鱼培育的原种亲本
扬州 YZ	43	江苏广陵四大家鱼原种场	野生幼鱼培育的原种亲本
张家港 ZJG	48	长江张家港江段	野外捕获个体
珠江 PR	213	北江、东江和桂江等珠江水系	野外捕获个体 <sup>[19]</sup>
北美 NA	33	密西西比河等流域	野外捕获个体 <sup>[22]</sup>

### 1.2 PCR 扩增和测序

根据鳙线粒体全序列(NC\_010194.1)设计跨 D-loop 区的扩增引物,并由生工生物工程(上海)股份有限公司合成。上下游引物序列分

别为 BHDLF: 5'-AGCATCGGTCTTGTAAATCC-3'; BHDLR: 5'-GGTAAGAGCGGATAATAAGGTC-3', 目的片段长度 1 164 bp。

PCR 扩增体系为 25  $\mu$ L, 包含 2 $\times$ Taq

MasterMix (康为世纪, 中国) 12.5  $\mu\text{L}$ , 上下游引物(10  $\mu\text{mol/L}$ )各 1  $\mu\text{L}$ , 基因组 DNA (20  $\text{ng}/\mu\text{L}$ ) 2  $\mu\text{L}$ , 无菌水补齐。PCR 扩增程序为: 94  $^{\circ}\text{C}$  预变性 3 min; 94  $^{\circ}\text{C}$  变性 60 s, 55  $^{\circ}\text{C}$  退火 60 s, 72  $^{\circ}\text{C}$  延伸 60 s, 35 个循环; 72  $^{\circ}\text{C}$  延伸 5 min, 4  $^{\circ}\text{C}$  保存。PCR 扩增产物经 2% 琼脂糖凝胶电泳检测合格后, 送上海迈浦生物科技有限公司通过 ABI3730XL 测序仪进行双向测序。

### 1.3 数据处理与分析

从 NCBI 下载整理鳊珠江种群 (PR, 213 尾)<sup>[18]</sup> 和北美种群 (NA, 33 尾)<sup>[21]</sup> 的线粒体序列 (表 1)。使用 BioEdit 7.0 软件<sup>[27]</sup> 进行序列拼接和同源比对, 去除两侧多余序列, 获得完整 D-loop 区序列 (938 bp)。采用 DnaSP 5.0 软件<sup>[28]</sup> 计算多态性位点 ( $S$ )、单倍型数量 ( $h$ )、单倍型多态性 ( $H_d$ ) 和核苷酸多态性 ( $\pi$ ), 开展 Tajima's 和 Fu's 中性检验, 并绘制核苷酸错配分布图。利用 Arlequin 3.5 软件<sup>[29]</sup> 开展分子方差分析 (AMOVA)、遗传分化指数 ( $F$ -statistics,  $F_{ST}$ ) 和基因流 ( $N_m$ ) 的计算。利用 MEGA X 软件<sup>[31]</sup> 计算群体间 Kimura 双参数 (Kimura 2 parameter, K2P) 遗传距离 ( $D_A$ ), 并据此绘制邻接法 (Neighbor-Joining, NJ) 聚类树。使用 PopArt 软件 (<http://popart.otago.ac.nz>) 基于中介邻接法 (Median-joining, MJ) 构建单倍型网络图。

## 2 结果

### 2.1 鳊 D-loop 序列和单倍型信息

在长江种群 (YR) 219 尾鳊的 D-loop 序列中检测到单一变异位点和简约信息位点分别为 7 个和 28 个, 界定 37 个单倍型。在珠江种群 (PR) 213 尾鳊的 D-loop 序列中检测到单一变异位点和简约信息变异位点分别为 57 个和 39 个, 界定 62 个单倍型。在北美种群 (NA) 33 尾鳊的 D-loop 序列中检测到简约信息位点 11 个, 界定 3 个单倍型。

鳊 D-loop 序列单倍型在群体中的分布如表 2 所示。在长江中下游 5 个群体中, 共享单倍型介于 6 个 (SS) 到 9 个 (CS 和 YZ), 特有单倍型介于 2 个 (CS) 到 10 个 (SS)。其中, Hap05、Hap14 和 Hap15 为 5 个群体所共享, 是个体占比最多的 3 个优势单倍型, 合计占总个体数的 48.86%。将 YR 的 37 个单倍型 (Hap01-Hap37) 提交 NCBI, 收

号依次为 OR142279~OR142315。PR 的 62 个单倍型中有 14 个单倍型与 YR 共享, 48 个单倍型 (Hap38 ~ Hap85) 为特有单倍型, 并依次对应原文献<sup>[19]</sup> 中 H02、H08、H10、H14、H15、H17、H20 ~ H29、H31、H33、H37 ~ H39、H41 ~ H49 和 H52 ~ H69 的 D-loop 序列。NA 的 3 个单倍型均与 YR 共享, 其中 2 个与 PR 共享。

### 2.2 鳊群体遗传多样性和遗传结构

鳊群体基于 D-loop 序列的遗传多样性指数如表 3 所示。在长江中下游 5 个鳊群体中, 各群体变异位点数 ( $S$ ) 介于 14 个 (CS) 到 21 个 (SS 和 YZ), 单倍型数量 ( $h$ ) 介于 11 个 (CS 和 ZJG) 到 16 个 (SS), 单倍型多样性 ( $H_d$ ) 介于 0.798 (RC) 到 0.897 (SS), 核苷酸多样性 ( $\pi$ ) 介于 0.003 38 (RC) 到 0.006 53 (SS)。在对 YR、PR 和 NA 的比较中, PR 的  $S$ 、 $h$ 、 $H_d$  和  $\pi$  均为最高, 而 NA 的  $S$ 、 $h$  和  $H_d$  最低。

鳊群体基于 D-loop 序列变异的分子方差分析结果如表 4 所示, 在群体和种群间均呈现极显著遗传分化 ( $P < 0.01$ )。在长江中下游的 5 个鳊群体中, 群体间遗传变异占总变异的 6.184%; 在 YR、PR 和 NA 种群中, 种群间遗传变异占总变异的 3.664%。

鳊群体间的遗传分化指数 ( $F_{ST}$ )、基因流 ( $N_m$ ) 和 K2P 遗传距离 ( $D_A$ ) 如表 5 所示。在长江中下游 5 个鳊群体中, CS 与 YZ、RC 与 ZJG 遗传分化不显著 ( $P > 0.05$ ), 其余群体间均存在显著 ( $P < 0.05$ ) 或极显著 ( $P < 0.01$ ) 的遗传分化; 群体间基因流 ( $N_m$ ) 介于 3.509 (SS 与 RC) 到 39.993 (RC 与 ZJG); 群体间 K2P 遗传距离 ( $D_A$ ) 介于 0.003 80 (RC 与 ZJG) 到 0.006 33 (SS 与 CS); 如图 1 所示, SS 与其他群体间呈现更远聚类关系。在 YR、PR 和 NA 种群间均呈现极显著遗传分化 ( $P < 0.01$ ), 种群间基因流 ( $N_m$ ) 介于 3.453 (YR 与 NA) 到 30.775 (YR 与 PR); 种群间 K2P 遗传距离 ( $D_A$ ) 介于 0.005 93 (YR 与 PR) 到 0.006 61 (PR 与 NA)。

### 2.3 鳊群体历史动态和 D-loop 单倍型网络

对鳊群体的中性检验结果如表 6 所示。长江中下游 5 个群体中性检验均不显著 ( $P > 0.05$ )。在 3 个种群中, PR 的 Tajima's  $D$  值和 Fu'  $F_s$  值均为负值, 并极显著偏离中性平衡 ( $P < 0.01$ ); YR 和 PR 种群的核苷酸错配分布图分别呈现双峰 (图 2a) 和单峰 (图 2b) 的特征。

表2 鳙D-loop序列单倍型在群体中的分布信息  
Tab. 2 Distribution of D-loop haplotypes in stocks of bighead carp

群体 Stock	共享单倍型 Shared haplotype	特有单倍型 Specific haplotype
石首 SS	Hap01(6), Hap02(3), Hap05(4), Hap11(1), Hap14(8), Hap15(4)	Hap03(11), Hap04(1), Hap06(3), Hap07(1), Hap08(1), Hap09(1), Hap10(1), Hap12(1), Hap13(1), Hap16(1)
长沙 CS	Hap01(1), Hap02(2), Hap05(5), Hap14(8), Hap15(3), Hap18(1), Hap19(2), Hap20(1), Hap22(1)	Hap17(4), Hap21(4)
瑞昌 RC	Hap01(2), Hap05(7), Hap11(2), Hap14(4), Hap15(20), Hap25(1), Hap26(4)	Hap23(1), Hap24(3), Hap27(1), Hap28(1), Hap29(1), Hap30(1)
扬州 YZ	Hap05(1), Hap14(3), Hap15(8), Hap18(1), Hap19(10), Hap20(10), Hap22(1), Hap25(1), Hap32(2)	Hap31(4), Hap33(1), Hap34(1)
张家港 ZJG	Hap01(1), Hap05(11), Hap14(6), Hap15(15), Hap19(3), Hap20(2), Hap26(1), Hap32(1)	Hap35(4), Hap36(3), Hap37(1)
长江 YR	Hap01(10), Hap02(5), Hap05(28), Hap06(3), Hap11(3), Hap14(29), Hap15(50), Hap17(4), Hap19(15), Hap20(13), Hap24(3), Hap25(2), Hap26(5), Hap28(1), Hap36(3)	Hap03(11), Hap04(1), Hap07-Hap10( $\times 1$ ) <sup>#</sup> , Hap12(1), Hap13(1), Hap16(1), Hap18(2), Hap21(4), Hap22(2), Hap23(1), Hap27(1), Hap29(1), Hap30(1), Hap31(4), Hap32(3), Hap33(1), Hap34(1), Hap35(4), Hap37(1)
珠江 PR	Hap01(19), Hap02(20), Hap05(4), Hap06(1), Hap11(3), Hap14(24), Hap15(34), Hap17(9), Hap19(1), Hap20(12), Hap25(18), Hap26(2), Hap28(2), Hap36(2)	Hap38(2), Hap39-Hap42( $\times 1$ ) <sup>#</sup> , Hap43(2), Hap44-Hap49( $\times 1$ ) <sup>#</sup> , Hap50(2), Hap51-Hap54( $\times 1$ ) <sup>#</sup> , Hap55(3), Hap56-Hap85( $\times 1$ ) <sup>#</sup>
北美 NA	Hap14(13), Hap17(13), Hap24(7)	-

注: # 表示各单倍型分别占有 1 个样本。

Notes: # means one sample occupied by each marked haplotype.

表3 鳙群体基于D-loop序列的遗传多样性指数  
Tab. 3 Genetic diversity parameters for D-loop sequences from bighead carp stocks

群体 Stock	样本量 Sample	变异位点数 No. of variable sites, <i>S</i>	单倍型数量 No. of haplotypes, <i>h</i>	单倍型多样性 Haplotype diversity, $H_d$	核苷酸多样性 Nucleotide diversity, $\pi$
石首 SS	48	21	16	0.897	0.006 53
长沙 CS	32	14	11	0.889	0.005 45
瑞昌 RC	48	20	13	0.798	0.003 38
扬州 YZ	43	21	12	0.858	0.005 13
张家港 ZJG	48	20	11	0.833	0.004 09
长江 YR	219	35	37	0.901	0.005 13
珠江 PR	213	96	62	0.932	0.006 29
北美 NA	33	11	3	0.665	0.005 62

表4 鳙群体基于D-loop序列的分子方差分析(AMOVA)结果  
Tab. 4 Analysis of molecular variance (AMOVA) results based on D-loop sequences from bighead carp stocks

变异来源 Source of variation	自由度 df	平方和 Sum of squares	方差组分 Variance components	百分率 Percentage of variation/%	固定指数 Fixation index, $F_{ST}$
鳙长江中下游 5 个群体 Five stocks of bighead carp from the middle and lower reaches of the Yangtze River					
群体间 Among stocks	4	35.237	0.150	6.184	0.062**
群体内 Within stocks	214	486.818	2.275	93.816	
总和 Total	218	522.055	2.425		
鳙长江、珠江和北美种群 Bighead carp populations of YR, PR and NA					
群体间 Among populations	2	31.701	0.101	3.664	0.037**
群体内 Within populations	462	1 224.194	2.650	96.336	
总和 Total	464	1 255.895	2.751		

注: \*\*表示达到极显著水平 ( $P < 0.01$ )。

Notes: \*\* means extreme significant ( $P < 0.01$ ).

表5 鳙群体间遗传分化指数( $F_{ST}$ )、基因流( $N_m$ )和K2P遗传距离( $D_A$ )  
**Tab. 5 Genetic fixation indexes ( $F_{ST}$ ), gene flow ( $N_m$ ) and K2P genetic distance ( $D_A$ ) among stocks of bighead carp**

成对群体 Pairwise stocks		遗传分化指数 Genetic fixation index, $F_{ST}$	基因流 Gene flow, $N_m$	K2P遗传距离 K2P genetic distance, $D_A$
石首SS	长沙CS	0.045*	10.573	0.006 33
石首SS	瑞昌RC	0.125**	3.509	0.005 70
石首SS	扬州YZ	0.038*	12.695	0.006 11
石首SS	张家港ZJG	0.088**	5.206	0.005 86
长沙CS	瑞昌RC	0.109**	4.102	0.004 95
长沙CS	扬州YZ	0.018	27.224	0.005 42
长沙CS	张家港ZJG	0.057**	8.212	0.005 08
瑞昌RC	扬州YZ	0.069**	6.770	0.004 59
瑞昌RC	张家港ZJG	0.012	39.993	0.003 80
扬州YZ	张家港ZJG	0.031*	15.498	0.004 79
长江YR	珠江PR	0.016**	30.775	0.005 93
长江YR	北美NA	0.126**	3.453	0.006 30
珠江PR	北美NA	0.073**	6.357	0.006 61

注: \*和\*\*分别表示差异显著( $P<0.05$ )和差异极显著( $P<0.01$ )。

Notes: \* and \*\* mean significant ( $P<0.05$ ) and extreme significant ( $P<0.01$ ), respectively.

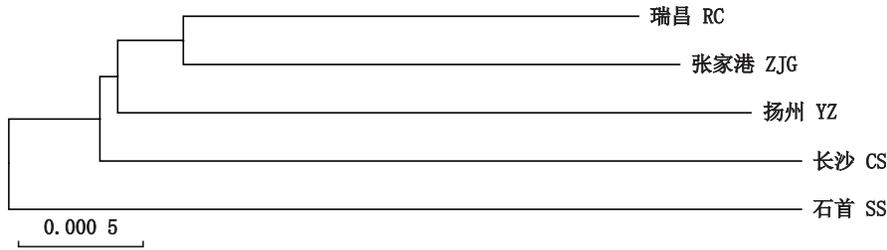


图1 鳙长江中下游5个群体的NJ遗传聚类树

Fig. 1 NJ phylogenetic tree of five bighead carp stocks from the middle and lower reaches of the Yangtze River

表6 鳙群体的中性检验结果  
**Tab. 6 Neutrality test statistics for bighead carp stocks**

群体 Stock	Tajima's $D$	Fu's $F_s$
石首SS	0.930	-0.032
长沙CS	1.531	0.960
瑞昌RC	-0.961	-0.582
扬州YZ	-0.041	0.757
张家港ZJG	-0.488	1.567
长江YR	-0.525	-11.601**
珠江PR	-1.967**	-24.906**
北美NA	2.977	10.387

注: \*\*表示达到极显著水平 ( $P<0.01$ )

Notes: \*\* means extreme significant ( $P<0.01$ ).

分别绘制鳙5个群体(长江中下游)和3个种群(YR、PR和NA)的D-loop单倍型网络图(图3和图4),两者呈现出相似的多聚类簇(或分支)分布特征。长江中下游5个鳙群体在中心单倍型(和聚类簇)上普遍存在共享,单倍型的星状分布

不明显(图3)。在3个种群中,PR和YR在中心单倍型(和聚类簇)上普遍存在共享,较多外围单倍型为PR所特有,PR的多个单倍型聚类簇呈现星状分布(图4)。

### 3 讨论

#### 3.1 鳙群体遗传多样性和遗传结构

对比长江流域重要经济鱼类的遗传多样性分析,本研究长江中下游鳙5个群体的单倍型多样性( $H_d$ 为0.798~0.897)与鲢(*H. molitrix*)<sup>[31-32]</sup>和青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)野生群体<sup>[33]</sup>相近,低于鳊(*Parabramis pekinensis*)<sup>[34]</sup>,而高于青鱼养殖群体<sup>[35]</sup>和草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)<sup>[36]</sup>;本研究鳙5个群体的核苷酸多样性水平( $\pi$ 为0.003 38~0.006 53)与鳊<sup>[34]</sup>相近,低于鲢<sup>[31-32]</sup>和青鱼<sup>[33, 35]</sup>,而高于草鱼<sup>[36]</sup>。此外,研究中发现YR和PR<sup>[18]</sup>的遗传多样性高于NA<sup>[21]</sup>。推测这些物种和群体间呈现的遗传多样性差异可能与其资

源量和群体属性等不同有关,如鲤(*Cyprinus carpio*)野生群体和短颌鲚(*Coilia brachygnathus*)土著群体的遗传多样性分别高于其选育群体和入侵群体<sup>[37-38]</sup>。综合来看,国内的鳊种群资源维持了较好的遗传特性,可为其资源保护、恢复和利用提供丰富的种质基础。

鳊长江中下游5个群体间的遗传分化水平( $F_{ST}=0.062, P<0.01$ )高于青鱼<sup>[33]</sup>和鳊<sup>[34]</sup>群体间的分化水平,低于鲢<sup>[32]</sup>和黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)<sup>[39]</sup>群体间的分化水平;这些遗传分化水平的差异,可能与物种特性和群体来源等有

关。有些鱼类,较强迁徙能力会促进相近群体间的基因交流进而降低遗传分化水平<sup>[33-34]</sup>;而地理隔离<sup>[36, 39]</sup>和人工选育<sup>[40-41]</sup>会加快群体间的遗传分化进程。本研究中,长江流域群体间存在不同程度的遗传分化( $F_{ST}$ 为0.012~0.125)和基因流( $N_m$ 为3.509~39.993),可能与鳊的繁殖习性及其产卵场分布等有关。长江流域不同江段的鳊群体,可能因其不同天然产卵场分布而具有相对独立的遗传种质;但因其具有生殖洄游和产漂流性卵等特点,不可避免带来群体间的基因交流<sup>[16]</sup>。其中,SS与RC间遗传分化程度最高( $F_{ST}=0.125, P<$

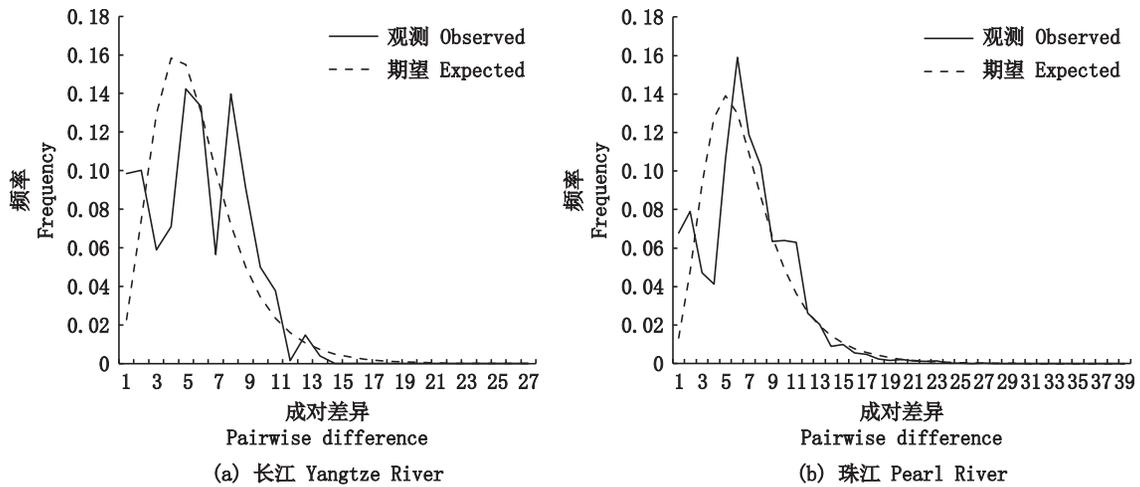


图2 鳊长江和珠江种群的D-loop序列核苷酸错配分布图

Fig. 2 Mismatch distribution plots of D-loop sequences of bighead carp from the Yangtze River and the Pearl River

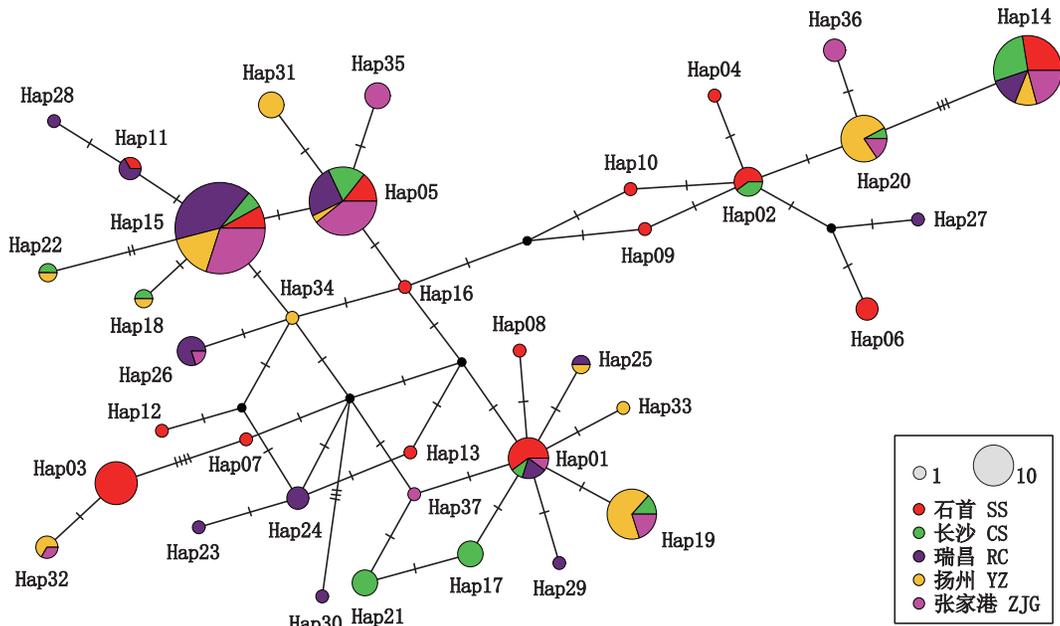


图3 鳊长江中下游5个群体的D-loop序列单倍型网络图

Fig. 3 D-loop haplotypes network of five bighead carp stocks from the middle and lower reaches of the Yangtze River

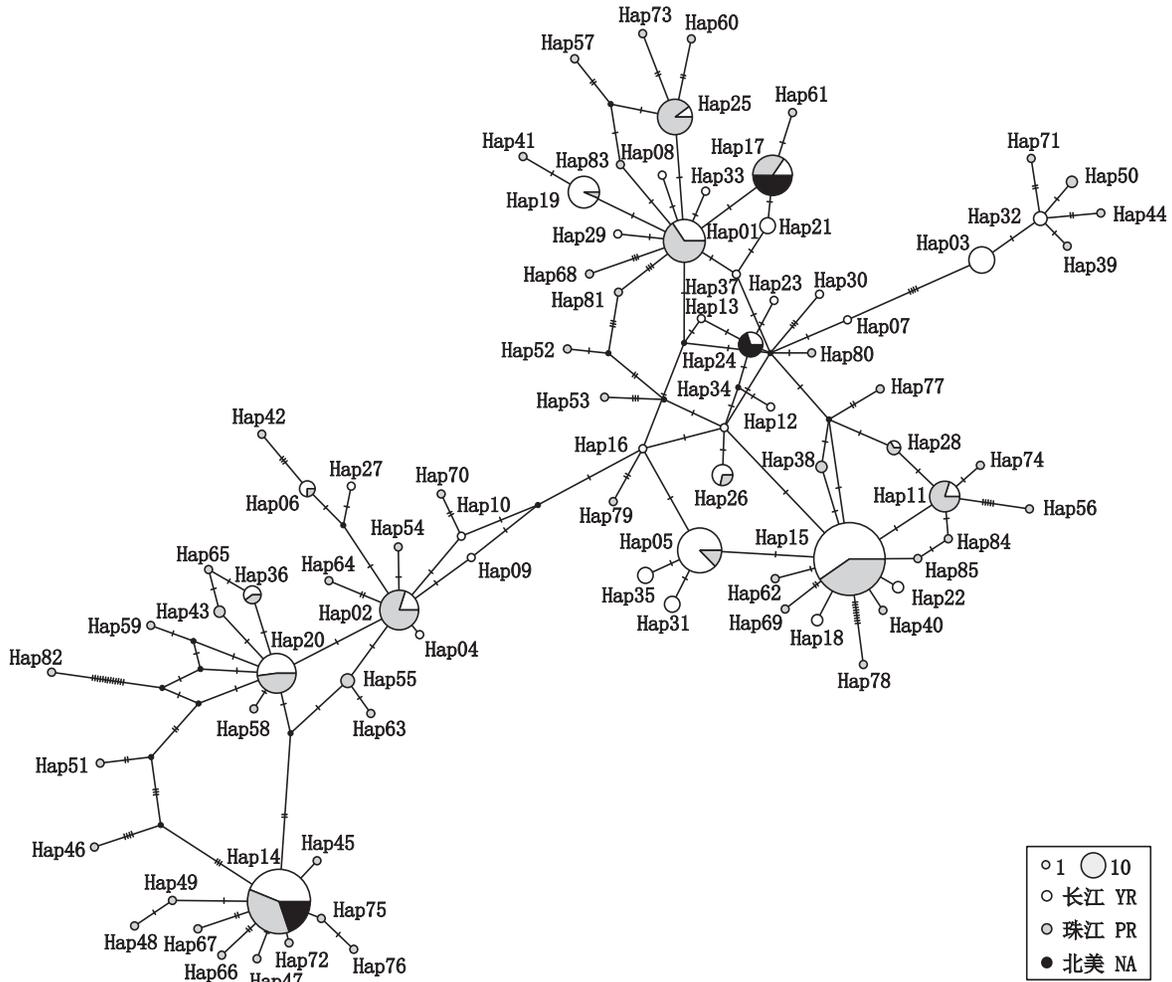


图 4 鳙长江、珠江和北美种群的 D-loop 序列单倍型网络图  
 Fig. 4 D-loop haplotypes network of bighead carp from YR (Yangtze River), PR (Pearl River), and NA (Northern America) populations

0.01), 基因流水平最低 ( $N_m=3.509$ ), 推测两者所处天然繁殖场保持了相对独立的种质资源。CS 与 YZ ( $F_{ST}=0.018$ ) 和 RC 与 ZJG ( $F_{ST}=0.012$ ) 间遗传分化不显著 ( $P>0.05$ ), 且分别呈现出较高的基因流水平 ( $N_m=27.224$  和  $39.993$ ), 这可能受水域特征和人为因素影响。CS 和 YZ 种源地均与通江湖泊 (洞庭湖和太湖) 相近, 生境条件可能对种群形成带来相似的选择压力。有研究表明长江江苏段鳙的野外种群受到增殖放流影响<sup>[8]</sup>, 推测 RC 所属原种群是长江下游诸多良种场的重要引种来源, 进而导致本研究中 RC 和 ZJG 遗传分化不显著的检测结果。本研究中, 在普遍存在较高水平基因流 ( $N_m>1$ ) 的情况下, 多数群体间却依然呈现显著遗传分化。类似结果在三角鲂 (*Megalobrama terminalis*) 群体的遗传研究中也发现<sup>[42]</sup>, 推测基因流程度尚未能抵消其他因素引

起的遗传差异。上述遗传参数及显著性的差异可能与群体属性有关, 也受到所用分子标记变异特征影响。汪鄂洲等<sup>[43]</sup>利用不同序列对相同群体的遗传分析中, 所测遗传分化指数和基因流均存在较大差异。因此, 在后续的研究中, 有必要基于更广泛的分子标记, 如从全基因组水平进行种群结构和遗传分化解析。本研究中, SS 所呈现出与其他群体较远的遗传距离, 与其最靠近长江上游的地理位置有关, 较远的地理距离降低了与其他群体间的遗传交流。其中, ZJG 特有单倍型的检出, 受限于样本量, 无法确保稀有单倍型在各群体同时检出; 同时也呈现出其遗传来源的复杂性。ZJG 所在长江下游尽管没有天然产卵场分布<sup>[44]</sup>, 却是鳙重要的索饵和生长场所; 其野外种群主要来自相近产卵场的繁殖子代, 并混杂有增殖放流的个体<sup>[8]</sup>。

长江和珠江上水利设施的兴建,改变了鱼类产卵场的水文条件,导致鳙天然苗种资源均呈现明显的减少趋势<sup>[5-6]</sup>,更有研究表明水利设施对鱼苗质量造成不利影响<sup>[45]</sup>。然而,相较于LI等<sup>[21]</sup>研究中长江种群( $\pi=0.002\ 0$ ,  $H_d=0.787\ 0$ )和珠江种群( $\pi=0.003\ 1$ ,  $H_d=0.914\ 3$ )的遗传多样性参数,本研究中YR和PR<sup>[18]</sup>呈现出更高的变异水平,这与本研究样本量较大有关,同时也说明天然水域苗种资源的减少尚未对鳙遗传多样性水平造成严重影响。我国大宗淡水鱼普遍存在野生苗种资源减少的现象,但其野生种群的遗传多样性水平依然维持相对较高水平<sup>[31-36]</sup>。水文条件和水域环境的变化对鱼类繁殖行为和幼苗存活具有重要影响;而成鱼个体怀卵量大、可繁殖年限长、迁徙和适应能力较强,能较好保留和维持物种的遗传信息。此外,也与近年来对水域环境修复和种质资源保护的不懈努力等有关。一般认为,遗传多样性与种群数量呈一定的正相关。鳙在长江流域的种群数量最大,而该研究发现YR的遗传多样性水平却低于PR;类似的研究结果在其他研究中也有发现<sup>[20-22]</sup>。在鳙PR种群中检测出更多单倍型,推测与其所处水域条件有关。序列变异的积累与物种性成熟年龄和序列突变率密切相关<sup>[46]</sup>。珠江流域更高的水温,会缩短鳙的性成熟年龄,进一步加快其世代演化进程,有利于积累更多的遗传变异。此外,在NA种群<sup>[21]</sup>中仅检测出3个单倍型,却呈现出中等水平的遗传多样性,这与单倍型间存在较大核苷酸差异有关。在LI等<sup>[20]</sup>和FARRINGTON等<sup>[21]</sup>的报道中均提及鳙北美种群可能存在不同的引进途径,本研究的单倍型共享情况可为这种推测提供支持。其中,Hap24为NA与YR共享,其在YR中为RC所特有;Hap17为NA、YR和PR共享,但在YR中为CS所特有。因此,可以推测NA至少有来自RC和其他(CS或PR)的遗传来源。

### 3.2 鳙群体历史动态和D-loop单倍型网络

基于中性检验结果,认为长江中下游5个鳙群体均未发生种群扩张,其历史有效群体大小相对稳定,这与对长江流域鲢<sup>[32, 47]</sup>、草鱼<sup>[36]</sup>和光倒刺鲃(*Spinibarbus hollandi*)<sup>[48]</sup>某些群体的研究结果相似。整体而言,基于YR种群的中性检验结果,也未检测到种群扩张迹象,这可能与其起源于长江流域有关,其丰富的天然种群和较强的迁

徙能力,使其在历史上维持了较稳定的有效群体量。YR种群核苷酸错配分布的双峰特征,说明其可能由不同残留群体相聚后演化而来。据推测,珠江流域的鳙是在冰川期自长江及钱塘江下游扩展而来<sup>[2]</sup>。本研究中,基于PR的中性检验结果和核苷酸错配分布特征,推测鳙在进入珠江流域后发生了明显的种群扩张,可能与其对新环境的适应有关。相对而言,NA尚未检测到种群扩张迹象,分析与其种群形成的时间较短有关。

基于D-loop序列单倍型网络情况,认为鳙可能存在多系谱来源,与LU等<sup>[11]</sup>和LI等<sup>[20]</sup>的研究结果相似。线粒体序列的多系谱分支在鲢<sup>[47]</sup>、草鱼<sup>[36]</sup>和光倒刺鲃<sup>[48]</sup>等鱼类中也有类似发现。分析在鳙的物种形成和演化过程中,可能受地貌和气候变化等因素影响,长江流域出现过多个残留群体,分别保存相对独立的遗传系谱。而随着长江贯通,不同残留群体相聚,并在随后的历史演化中不断积累新的遗传变异。对比YR和PR的单倍型分布,发现两者的中心单倍型没有形成明显的地理格局,且PR的特有单倍型均呈外围分布,这符合对珠江种群起源的推测<sup>[2]</sup>。基于PR呈现出丰富的特有单倍型和遗传变异特征,认为鳙的珠江种群依然保存了较好的种质资源。基于此,可以针对不同水系的种质资源开展保护研究和种质利用。

### 参考文献:

- [1] 农业农村部渔业渔政管理局,全国水产技术推广总站,中国水产学会. 2023中国渔业统计年鉴[M]. 北京:中国农业出版社, 2023: 25.  
Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. 2023 China fishery statistical yearbook [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2023: 25.
- [2] 李思忠,方芳. 鲢、鳙、青、草鱼地理分布的研究[J]. 动物学报, 1990, 36(3): 244-250.  
LI S Z, FANG F. On the geographical distribution of the four kinds of pond-cultured carps in China [J]. Acta Zoologica Sinica, 1990, 36(3): 244-250.
- [3] 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: 1-228.  
LI S F, WU L Z, WANG Q, et al. Studies on the germplasm resources of silver carp, bighead carp and grass carp in the Yangtze River, Pearl River, Heilongjiang River

- [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1990: 1-228.
- [4] 刘东, 李思发, 唐文乔. 世界范围内“四大家鱼”入侵现状及其适应特性[J]. 动物学杂志, 2012, 47(4): 143-152.
- LIU D, LI S F, TANG W Q. Invasion status worldwide of the four major culture fishes and their adaptive [J]. Chinese Journal of Zoology, 2012, 47(4): 143-152.
- [5] CHEN Y S, QU X, XIONG F Y, et al. Challenges to saving China's freshwater biodiversity: fishery exploitation and landscape pressures[J]. *Ambio*, 2020, 49(4): 926-938.
- [6] TAN X C, LI X H, LEK S, et al. Annual dynamics of the abundance of fish larvae and its relationship with hydrological variation in the Pearl River [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2010, 88(3): 217-225.
- [7] 桂建芳. 长江四大家鱼原种放流的历史与现实[J]. 中国水产, 2003(1): 11-12.
- GUI J F. History and reality of the release of the four major Chinese carps in the Yangtze River[J]. *China Fisheries*, 2003(1): 11-12.
- [8] 冯晓婷, 杨习文, 杨雪军, 等. 基于微卫星标记对长江江苏段鳙增殖放流效果评估[J]. 中国水产科学, 2019, 26(6): 1185-1193.
- FENG X T, YANG X W, YANG X J, et al. Microsatellite method assessment of the effects of restocking enhancement of bighead carp (*Aristichthys nobilis*) in Jiangsu reaches of the Yangtze River [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, 26(6): 1185-1193.
- [9] 李思发, 周碧云, 倪重匡, 等. 长江、珠江、黑龙江鲢、鳙和草鱼原种种群形态差异[J]. 动物学报, 1989, 35(4): 390-398.
- LI S F, ZHOU B Y, NI C K, et al. Morphological variations of silver carp, bighead and grass carp from Changjiang, Zhujiang and Heilongjiang Rivers [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 1989, 35(4): 390-398.
- [10] 李思发, 王强, 陈永乐. 长江、珠江、黑龙江三水系的鲢、鳙、草鱼原种种群的生化遗传结构与变异[J]. 水产学报, 1986, 10(4): 351-372.
- LI S F, WANG Q, CHEN Y L. Biochemical genetic structures and variations in natural populations of silver carp, big head and grass carp in Changjiang River, Zhujiang River and Heilongjiang River [J]. *Journal of Fisheries of China*, 1986, 10(4): 351-372.
- [11] LU G, LI S, BERNATCHEZ L. Mitochondrial DNA diversity, population structure, and conservation genetics of four native carps within the Yangtze River, China [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1997, 54(1): 47-58.
- [12] 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): 82-93.
- LI S F, LYU G Q, BERNATCHEZ L. Diversity of mitochondrial DNA in the populations of silver carp, bighead carp, grass carp and black carp in the middle- and lower reaches of the Yangtze River [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 1998, 44(1): 82-93.
- [13] 单洪, 董仕, 吴海防, 等. 3 个群体鳙鱼 mtDNA D-loop 区段的限制性片段长度多态性分析[J]. 中国水产科学, 2006, 13(2): 174-180.
- SHAN Q, DONG S, WU H F, et al. Diversity analysis on mtDNA D-loop region of three populations of *Aristichthys nobilis* [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2006, 13(2): 174-180.
- [14] 沙航, 罗相忠, 邹桂伟, 等. 长江中游鳙群体的微卫星遗传多样性分析[J]. 淡水渔业, 2020, 50(4): 12-17.
- SHA H, LUO X Z, ZOU G W, et al. Genetic diversity analysis of *Aristichthys nobilis* in middle reaches of Yangtze River based on the microsatellite makers [J]. *Freshwater Fisheries*, 2020, 50(4): 12-17.
- [15] FANG M, FU J J, ZHU W B, et al. Multiplex microsatellite PCR panels and their application in genetic analyses of bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*) and silver carp (*H. molitrix*) [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2020, 36(3): 342-348.
- [16] ZHU W B, FU J J, LUO M K, et al. Genetic diversity and population structure of bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*) from the middle and lower reaches of the Yangtze River revealed using microsatellite markers [J]. *Aquaculture Reports*, 2022, 27: 101377.
- [17] 冯晓婷, 张桂宁, 薛向平, 等. 基于 SSR 标记的长江下游原良种场鳙亲本和后备亲本质资源现状分析[J]. 中国水产科学, 2020, 27(5): 589-597.
- FENG X T, ZHANG G N, XUE X P, et al. Current germplasm situation of bighead carp (*Aristichthys nobilis*) candidate parent and parent from hatchery in the lower reaches of Changjiang River based on SSR markers [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2020, 27(5): 589-597.
- [18] LI C, WANG J J, CHEN J Q, et al. Native bighead carp *Hypophthalmichthys nobilis* and silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* populations in the Pearl River are threatened by Yangtze River introductions as revealed by mitochondrial DNA [J]. *Journal of Fish Biology*, 2020, 96(3): 651-662.
- [19] 严骏驰, 赵金良, 李思发, 等. 鳙中国土著群体与移居群体遗传变异的 AFLP 分析[J]. 中国水产科学, 2011, 18(2): 283-289.
- YAN J C, ZHAO J L, LI S F, et al. Genetic variation of bighead carp *Aristichthys nobilis* from Chinese native populations and introduced populations by AFLP [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2011, 18(2): 283-

- 289.
- [20] LI S F, YANG Q L, XU J W, et al. Genetic diversity and variation of mitochondrial DNA in native and introduced bighead carp [J]. Transactions of the American Fisheries Society, 2010, 139(4): 937-946.
- [21] FARRINGTON H L, EDWARDS C E, BARTRON M, et al. Phylogeography and population genetics of introduced silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and bighead carp (*H. nobilis*) in north America [J]. Biological Invasions, 2017, 19(10): 2789-2811.
- [22] 李思发, 周碧云, 叶倚龙, 等. 不同群体鳊的生长性能与遗传分析[J]. 水生生物学报, 1989, 13(4): 319-325.
- LI S F, ZHOU B Y, YE Y L, et al. Growth performance and genetic analysis of different populations of bighead [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1989, 13(4): 319-325.
- [23] 姜冰洁, 傅建军, 朱文彬, 等. 基于CO I 基因分析7个罗非鱼群体的遗传变异[J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(6): 827-834.
- JIANG B J, FU J J, ZHU W B, et al. Genetic variation analysis of seven tilapia populations based on CO I gene [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2019, 28(6): 827-834.
- [24] 任永丽, 代金彩, 赵年桦, 等. 基于线粒体CO II和ND4基因序列的塔里木裂腹鱼群体遗传多样性分析[J]. 水产学报, 2022, 46(12): 2274-2285.
- REN Y L, DAI J C, ZHAO N H, et al. Genetic diversity analysis of *Schizothorax biddulphi* based on mitochondrial DNA CO II and ND4 genes [J]. Journal of Fisheries of China, 2022, 46(12): 2274-2285.
- [25] 吴俊颖, 李光华, 金方彭, 等. 基于线粒体D-loop区的抚仙湖鳊浪白鱼遗传多样性分析[J]. 水生生物学报, 2022, 46(3): 385-394.
- WU J J, LI G H, JIN F P, et al. Genetic diversity analysis of mitochondrial D-loop region of *Anabarilius graham* in Fuxian Lake [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2022, 46(3): 385-394.
- [26] 李潇轩, 郑端端, 罗明坤, 等. 不同体色锦鲤和“福瑞鲤2号”mtDNA D-loop序列遗传变异分析[J]. 上海海洋大学学报, 2023, 32(2): 266-274.
- LI X X, ZHENG D D, LUO M K, et al. Genetic variation analysis of mtDNA D-loop sequences in different body color koi carp and FFRC No. 2 strain common carp [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2023, 32(2): 266-274.
- [27] HALL T A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for windows 95/98/NT [J]. Nucleic Acids Symposium Series, 1999, 41: 95-98.
- [28] LIBRADO P, ROZAS J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data [J]. Bioinformatics, 2009, 25(11): 1451-1452.
- [29] EXCOFFIER L, LISCHER H E L. Arlequin suite ver 3. 5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows [J]. Molecular Ecology Resources, 2010, 10(3): 564-567.
- [30] KUMAR S, STECHER G, LI M, et al. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms [J]. Molecular Biology and Evolution, 2018, 35(6): 1547-1549.
- [31] CHEN H J, WANG D Q, GUO J, et al. Monitoring the genetic effects of broodstock enhancement of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in middle Yangtze River based on *cytb* gene and D-loop sequences [J]. Journal of Freshwater Ecology, 2019, 34(1): 323-332.
- [32] 陈文静, 张燕萍, 段辛斌, 等. 基于线粒体控制区全序列的鄱阳湖水系鲢增殖放流群体与野生群体的遗传多样性分析[J]. 中国农学通报, 2013, 29(35): 89-95.
- CHEN W J, ZHANG Y P, DUAN X B, et al. Genetic diversity analysis of *Hypophthalmichthys molitrix* between wild and stock enhancement based on mitochondrial control region sequences in the Poyang Lake water system [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2013, 29(35): 89-95.
- [33] 杨宗英, 汪登强, 陈大庆, 等. 基于mtDNA序列分析青鱼群体遗传结构[J]. 淡水渔业, 2015, 45(2): 3-7.
- YANG Z Y, WANG D Q, CHEN D Q, et al. Genetic structure analysis based on the mitochondrial DNA of *Mylopharyngodon piceus* [J]. Freshwater Fisheries, 2015, 45(2): 3-7.
- [34] 陈会娟, 汪登强, 段辛斌, 等. 长江中游鳊群体的遗传多样性[J]. 生态学杂志, 2016, 35(8): 2175-2181.
- CHEN H J, WANG D Q, DUAN X B, et al. Genetic diversity of white bream, *Parabramis pekinensis* from the middle Yangtze River [J]. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(8): 2175-2181.
- [35] 谢启明, 李卿青, 陈甜甜, 等. 基于线粒体DNA分析青鱼养殖群体的遗传多样性[J]. 安徽农业大学学报, 2020, 47(3): 362-367.
- XIE Q M, LI Q Q, CHEN T T, et al. Genetic diversity analysis based on the mitochondrial DNA of farmed *Mylopharyngodon piceus* [J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2020, 47(3): 362-367.
- [36] 傅建军, 王荣泉, 沈玉帮, 等. 我国草鱼野生群体D-Loop序列遗传变异分析[J]. 水生生物学报, 2015, 39(2): 349-357.
- FU J J, WANG R Q, SHEN Y B, et al. Genetic variation analysis based on D-Loop sequences of wild populations of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) in China [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2015, 39(2): 349-357.
- [37] 刘念, 傅建军, 董在杰, 等. 中国6个鲤群体的mtDNA D-loop序列遗传变异分析[J]. 水生生态学杂志, 2017, 38(3): 75-82.

- LIU N, FU J J, DONG Z J, et al. Genetic variation of six *Cyprinus carpio* populations in China based on mtDNA D-loop sequences [J]. *Journal of Hydroecology*, 2017, 38(3): 75-82.
- [38] ZHAI D D, LI B, XIONG F, et al. Population genetics reveals invasion origin of *Coilia brachygnathus* in the Three Gorges Reservoir of the Yangtze River, China [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2022, 10: 783215.
- [39] XIAO M S, BAO F Y, CUI F. Pattern of genetic variation of yellow catfish *Pelteobagrus fulvidraco* Richardso in Huaihe River and the Yangtze River revealed using mitochondrial DNA control region sequences [J]. *Molecular Biology Reports*, 2014, 41(9): 5593-5606.
- [40] JIANG B J, FU J J, DONG Z J, et al. Maternal ancestry analyses of red tilapia strains based on D-loop sequences of seven tilapia populations[J]. *PeerJ*, 2019, 7: e7007.
- [41] 王沈同, 张猛, 党云飞, 等. 草鱼野生与选育群体线粒体DNA控制区D-loop遗传变异分析[J]. *水生生物学报*, 2017, 41(5): 947-955.
- WANG S T, ZHANG M, DANG Y F, et al. Genetic variation of mitochondrial DNA D-Loop region in wild and breeding populations of grass carp [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2017, 41(5): 947-955.
- [42] 王邢艳, 徐东坡, 张婉平, 等. 基于COI基因研究钱塘江三角鲂亲本、放流和自然捕捞群体的遗传多样性与遗传分化[J]. *大连海洋大学学报*, 2021, 36(4): 603-611.
- WANG X Y, XU D P, ZHANG W P, et al. Genetic diversity and genetic differentiation in broodstock, released populations and natural fishing population of black bream *Megalobrama terminalis* in the Qiantang River based on COI gene [J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2021, 36(4): 603-611.
- [43] 汪鄂洲, 李全宏, 徐念, 等. 基于COI和Cyt b序列的丹江口水库鲢群体遗传结构分析[J]. *水生态学杂志*, 2022, 43(4): 103-110.
- WANG E Z, LI Q H, XU N, et al. Genetic structure analysis of *Hypophthalmichthys molitrix* populations in Danjiangkou reservoir based on mitochondrial COI and Cyt b sequences [J]. *Journal of Hydroecology*, 2022, 43(4): 103-110.
- [44] 易伯鲁, 余志堂, 梁秩燊. 葛洲坝水利枢纽与长江四大家鱼[M]. 武汉: 湖北科学技术出版社, 1988: 1-106.
- YI B L, YU Z T, LIANG Z S. Gezhouba water control project and four famous fishes in Yangtze River [M]. Wuhan: Hubei Science and Technology Press, 1988: 1-106.
- [45] SONG Y Q, CHENG F, MURPHY B R, et al. Downstream effects of the Three Gorges Dam on larval dispersal, spatial distribution, and growth of the four major Chinese carps call for reprioritizing conservation measures [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2018, 75(1): 65-72.
- [46] ROGERS A R, HARPENDING H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1992, 9(3): 552-569.
- [47] 翟东东, 蔡金, 喻记新, 等. 长江上游鲢群体遗传多样性和遗传分化[J]. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 2021, 57(2): 274-282.
- ZHAI D D, CAI J, YU J X, et al. Genetic diversity and population differentiation of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in the upper reaches of the Yangtze River [J]. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, 2021, 57(2): 274-282.
- [48] 李文俊, 李强, 钟良明, 等. 基于线粒体DNA控制区序列的珠江和长江水系光倒刺鲃群体遗传变异分析[J]. *南方农业学报*, 2021, 52(11): 3121-3129.
- LI W J, LI Q, ZHONG L M, et al. Analysis of genetic variation among *Spinibarbus hollandi* in the Pearl River and the Yangtze River based on mitochondrial DNA control region sequences [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2021, 52(11): 3121-3129.

## Population genetic analyses in bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*) from the middle and lower reaches of the Yangtze River based on D-loop sequences

FU Jianjun, ZHU Wenbin, LUO Mingkun, WANG Lanmei, DONG Zaijie

(Key Laboratory of Freshwater Fisheries and Germplasm Resources Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Freshwater Fisheries Research Center of Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi 214081, Jiangsu, China)

**Abstract:** Bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*) is a common freshwater fish species in China. In order to reveal the genetic status of *H. nobilis* in the middle and lower reaches of the Yangtze River (YR), 219 individuals were collected from five locations respectively in Shishou (SS), Changsha (CS), Ruichang (RC), Yangzhou (YZ) and Zhangjiagang (ZJG). The D-loop sequences were tested and analyzed in comparison with those of *H. nobilis* from the Pearl River (PR, 213 individuals) and Northern America (NA, 33 individuals) downloaded from the NCBI. As a result, 35, 96, and 11 variable sites were observed and 37, 62, and 3 haplotypes were defined in YR, PR, and NA, respectively. Among the YR *H. nobilis*, high haplotype diversity ( $H_d$ , 0.798–0.897) and moderate nucleotide diversity ( $\pi$ , 0.00338–0.00653) were detected, except the pairwise pairs of RC vs. ZJG ( $F_{ST} = 0.012$ ,  $P > 0.05$ ) and CS vs. YZ ( $F_{ST} = 0.018$ ,  $P > 0.05$ ), significant genetic differentiations ( $F_{ST}$  ranged from 0.031 to 0.125,  $P < 0.05$ ) were found among all the other pairwise stock pairs, and gene flows ( $N_m$  ranged from 3.509 to 39.993) were generally detected within the five stocks. According to the haplotype network analysis, the D-loop haplotypes contained multiple clades which were obviously shared among different stocks in YR. Meanwhile, the central haplotypes of YR and PR populations were generally mutual-shared, whereas the haplotypes specific to PR were peripherally distributed. The haplotypes sharing situation further evidenced the possible multiple introductions of NA. Based on the neutrality test, it was predicted that only PR went through population expansion in history. Overall, the study revealed an abundance of genetic variations in *H. nobilis* of YR and PR, laying a solid foundation for the further protection and utilization of the relevant genetic resources.

**Key words:** *Hypophthalmichthys nobilis*; mitochondrial DNA; D-loop sequence; population diversity; genetic differentiation