

乌鳢群体遗传多样性和遗传结构分析

周伟¹, 高天翔², 王俊³, 宋娜^{1*}

(1. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;

2. 浙江海洋大学水产学院, 浙江 舟山 316022;

3. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 山东 青岛 266071)

摘要: 为了解乌鳢群体遗传变异规律, 本研究对8个群体共212个个体的mtDNA控制区全序列进行群体遗传多样性、遗传结构和群体历史动态分析。结果显示, 乌鳢控制区全序列长度为907 bp, 乌鳢群体单倍型多样性水平变化较大, 中国黄河及以北的乌鳢群体单倍型多样性水平比淮河和长江等南方群体相对较低, 所有群体表现出较低的核苷酸多样性水平($h < 0.5\%$)。基于单倍型构建的系统发育树和群体聚类树结果均未显示出与地理位置相对应的谱系结构。单倍型网络图显示存在多个主单倍型。遗传结构分析显示, 不同水系间存在显著的遗传差异, 相同水系间遗传差异较小。群体历史动态分析显示, 中国乌鳢所有群体有效种群数量在中更新世晚期到晚更新世0.222—0.050百万年出现了一次较明显的快速增长, 之后在晚更新世末次冰期0.050—0.010百万年出现了有效种群下降, 伴随着全新世到来, 在0.010百万年之后, 乌鳢群体又发生了一次较小的有效种群增长。洞庭湖群体则发生一次有效种群的快速增长, 增长时间大约在0.160百万年。研究表明, 青藏高原隆起后, 东亚季风在中国南北方气候的差异和秦岭山脉屏障对季风的阻断作用加大了这一差异, 可能对乌鳢群体的遗传多样性差异造成一定影响。乌鳢群体不存在显著的谱系结构可能与乌鳢遗传分化时间较短有关, 但是地理隔离等因素导致了不同水系间确切的遗传差异。第四纪更新世气候的波动, 尤其是中更新世冰期气候的转暖、末次盛冰期的降温和冰后期全新世的到来可能对乌鳢群体的数量和栖息地的扩缩起着重要影响。

关键词: 乌鳢; mtDNA控制区; 遗传多样性; 遗传结构; 群体历史动态

中图分类号: Q 347; S 917.4

文献标志码: A

乌鳢(*Channa argus*), 又称黑鱼、乌鱼、财鱼等, 属于鲈形目(Perciformes)、鳢科(Channidae)、鳢属(*Channa*)。乌鳢属于淡水底栖鱼类, 具有鳃上器, 有辅助呼吸作用, 对水体环境因子尤其是水温、水质和溶解氧适应性较强^[1]。乌鳢1~2龄性成熟, 产卵期在6—8月, 产浮性卵、无粘性, 同时乌鳢具有护卵和仔鱼行为。乌鳢在我国广泛分布于除西北高原外其他大部分江河湖泊中。国外则在越南红河流域、日本、朝鲜半岛、东南亚许多国家有分布, 东欧和北美地区近些年也有较多发现^[2-3]。

近些年随着野生乌鳢数量的逐减和养殖乌鳢的增加, 乌鳢群体遗传学研究逐渐开展。Zhuo等^[4]基于5对SSR引物对中国8个乌鳢地理群体进行群体遗传学分析, 结果显示其观测杂合度和期望杂合度分别为0.626~0.800和0.703~0.846; UPGMA群体聚类分为5支, 相同水系群体聚类较近。肖明松等^[5]基于线粒体DNA(mtDNA)控制区部分片段对淮河流域4个野生乌鳢群体进行遗传学研究, 发现4个群体具有较高的遗传多样性; 群体之间不存在明显的遗传分化; 淮河乌鳢群体扩张时间大约在末次冰期早期, 距今51.8—

收稿日期: 2016-05-19 修回日期: 2016-10-15

资助项目: 公益性行业(农业)科研专项(201303050)

通信作者: 宋娜, E-mail: songna624@163.com

74.6 ka B.P.。高志远^[6]基于mtDNA ND2序列对中国长江至黑龙江17个乌鳢地理群体进行群体遗传学分析, 结果发现群体间遗传多样性差异较大; 黄河、淮河和卫河水系间存在低度分化, 而其他水系间均为高度分化; 武汉、汨罗和巢湖存在群体扩张, 扩张时间在80—110 ka B.P.。Zhou等^[7]基于mtDNA控制区全序列和部分tRNA序列分析了中国8个乌鳢地理群体的遗传多样性, 结果显示, 8个地理群体存在较高的遗传多样性和较低的核苷酸多样性; 群体之间存在显著的遗传结构, 相同水系群体聚类较近。董新培等^[8-9]基于mtDNA控制区全序列对3个野生群体和1个养殖群体进行遗传学分析, 结果发现3个野生群体存在遗传分化; 养殖群体比野生群体遗传多样性程度低。Orrell等^[10]基于mtDNA控制区片段对美国波托马克河外来入侵的29尾乌鳢进行分析, 结果发现, 29条控制区全序列中存在7个独有单倍型, 不同独有单倍型与不同河流呈一定对应关系, 暗示存在不同的入侵者进入波托马克河。

本研究对采集到的山东青岛、陕西渭南、

河南洛阳和江苏射阳河群体以及基于董新培等^[8]和Orrell等^[10]研究得到的河北白洋淀、山东德州、湖南洞庭湖和美国波托马克河群体共8个群体进行控制区全序列分析, 从遗传多样性、遗传结构和群体历史动态来探讨地质气候等因素对乌鳢群体遗传变异的影响, 为乌鳢的渔业保护和适应机制提供依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集

本研究于2013—2014年通过资源调查采集79尾野生乌鳢样品, 采样地点: 陕西渭南段(WN, 30尾)、河南洛阳段(LY, 6尾)、山东小沽河(XGR, 17尾)和江苏射阳河(SYR, 26尾)(图1)。经形态鉴定, 取样品背部肌肉用于DNA提取, 同时另取一份于95%酒精-20 °C下保存备用。同时, 根据董新培等^[8]文献报道, 得到河北白洋淀(BYL)、山东德州(DZ)和湖南洞庭湖(DTL)等3个群体共104条mtDNA控制区全序列; 根据Orrell

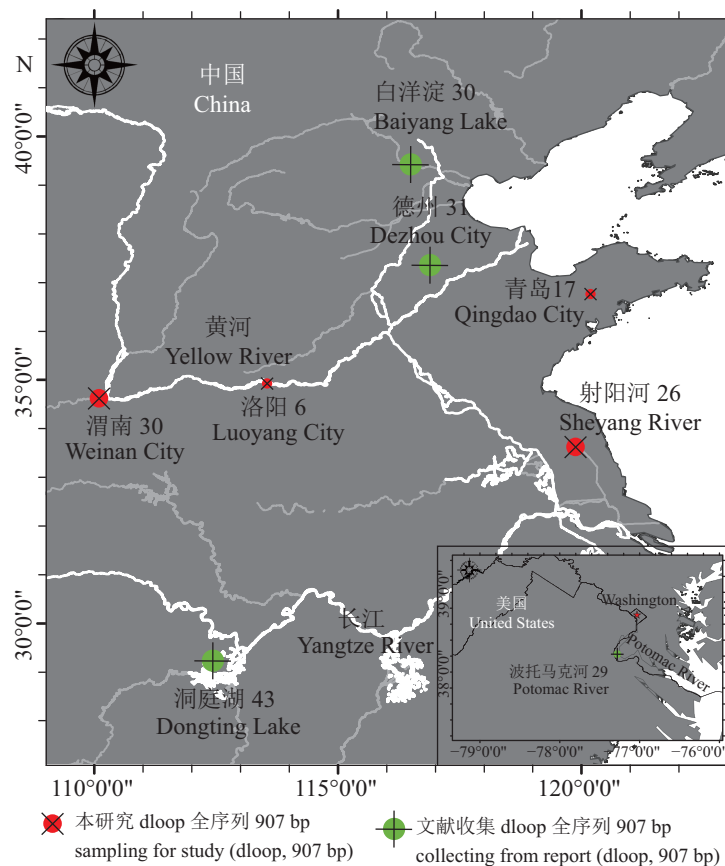


图1 乌鳢采样地点

Fig. 1 Sampling locations and information for *C. argus*

等^[10]报道,从GenBank数据库中下载序列号为AY714750~AY714778序列,得到美国波托马克河(PR)群体29条mtDNA控制区全序列。

1.2 DNA提取

采用蛋白酶K和苯酚/氯仿法提取乌鳢基因组DNA,并通过琼脂糖凝胶电泳检测DNA的完整性,置4℃保存备用。

1.3 PCR扩增与产物测序

本研究采用2对引物dl-s: 5'-CCCACCAC TAACTCCCAAAGC-3', dl-r: 5'-CTGGAAAGA ACGCCCGGCATG-3', CA2F: 5'-GGCATT TGGTTCCTACTTCAG-3', CA2R: 5'-GTGCG GATACTTGCATGTGT-3'对乌鳢控制区全序列进行扩增,确保序列的每部分都为双向测序。将纯化、回收后的PCR产物送上海桑尼生物科技有限公司,采用ABI Prism 3700自动测序仪对序列双向测定。

1.4 序列和遗传多样性分析

所有序列均由Dnastar软件包(DNASTAR, Inc., Madison, USA)进行编辑、校对和排序。同条mtDNA控制区前后2段序列拼接原则: overlap长度大于50 bp和一致性100%;采用Clustal X2和MEGA 7.0软件对序列比对结果进行验证和校正。

基于BIC衍生的决策论(decision-theoretic performance-based; DT)搜索策略,采用jModelTest 2.1.6计算序列碱基替代模型。使用ARLEQUIN 3.5软件分析计算分子多态性指数。

1.5 系统发育关系分析

通过PAUP 4和MrBayes 3.1.2分别构建单倍型邻接关系树(Neighbor-Joining tree, NJ)和贝叶斯树(Bayes inference tree, BI)。基于群体间遗传距离,采用MEGA 7.0软件构建群体UPGMA (unweighted pair-group method with arithmetic mean)和NJ聚类树。通过TCS 1.21的联合最大简约树(union of maximum parsimonious tree, UMPT)和ARLEQUIN 3.5的最小跨度树(minimum spanning trees, MST)构建单倍型网络图。

1.6 群体遗传结构

通过SAMOVA 2.0软件对群体进行预先分组来探索分组合理性,根据是否受到地理位置影响,计算 F_{CT} 值(F_{CT} geo和 F_{CT} no geo),其中 F_{CT} 值

最大的一组为最佳分组。采用ARLEQUIN 3.5软件计算分子方差分析(AMOVA)、两两群体 F_{ST} 值、确切 P 检验值。

1.7 群体历史动态分析

通过ARLEQUIN 3.5软件计算核苷酸不配对分布(mismatch distribution)模拟群体数量扩张(sudden expansion)和空间扩张(spatial expansion)。运用Beast 1.8软件中贝叶斯天际线(Bayesian skyline plot, BSP)检测群体历史和群体大小变动。

2 结果

2.1 群体控制区全序列分析

乌鳢8个群体212个个体序列分析显示,乌鳢mtDNA控制区长度为907 bp;共检测到40个变异位点,包括27个简约信息位点和13个单一变异位点;观测到5次插入缺失和47次替换,包括27次转换和20次颠换;定义了38个单倍型,包括7个共享单倍型和31个独有单倍型。基于决策论法计算得到所有个体序列替换模型为HKY+I ($T_i/T_v=0.9403$, $I=0.9180$)。

2.2 遗传多样性分析

8个群体的单倍型多样性程度以SYR和DTL较高,其他群体相对较低;核苷酸多样性程度均小于0.5%,处于较低水平(表1)。基于淮河流域信阳(XY)、淮南(HN)、蚌埠(BB)和洪泽湖(HZL)4个群体790条mtDNA控制区部分序列遗传多样性差异^[6]和中国8个地理群体洱海湖(EHL)、洞庭湖(DTL)、鄱阳湖(PYL)、巢湖(CL)、太湖(TL)、洪泽湖(HZL)、微山湖(WSL)、黑龙江(HLR)群体部分tRNAPro (29 bp)和全部控制区(907 bp)序列遗传多样性差异结果,对所得到的20个乌鳢群体进行遗传多样性差异绘制散点图,发现中国黄河及以北的乌鳢群体遗传多样性差异水平比淮河和长江等南方群体相对较低,其中分界线在北纬34°左右(除HLR群体相对于其他北方群体遗传多样性差异水平较高)(表1,图2)。

2.3 群体遗传关系分析

以斑鳢(*C. maculata*)为外群,构建乌鳢38个单倍型邻接关系树(NJ)和贝叶斯树(BI)。结果显示,2种系统发育树均未显示出明显的分支或者与地理位置相对应的谱系结构(NJ树未列出)(图3)。

基于群体间的遗传距离构建8个群体控制区

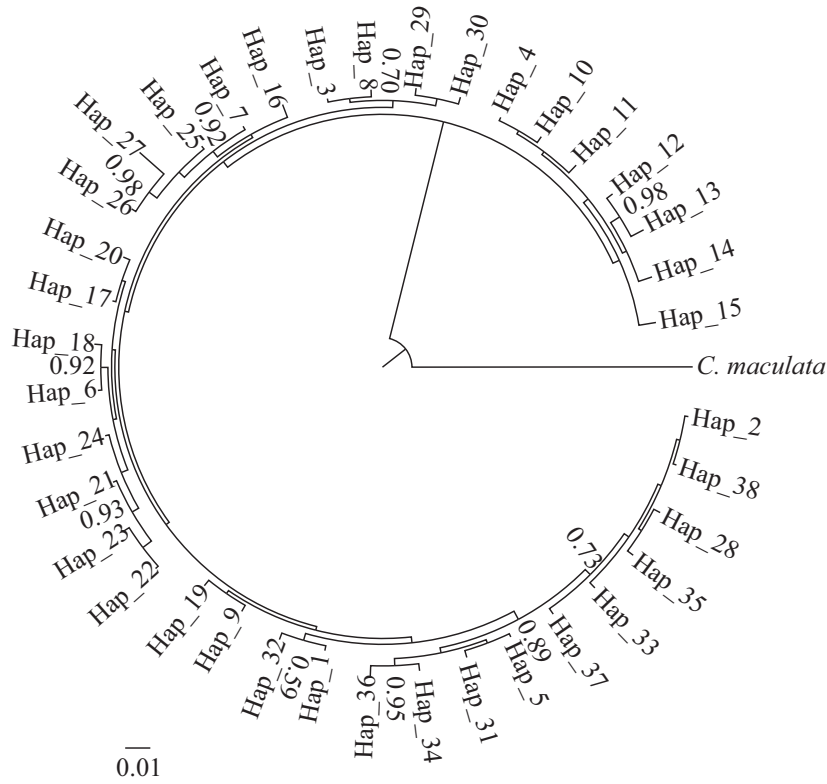


图 3 以斑鳢为外群构建的乌鳢38个单倍型BI系统发育树

Fig. 3 Bayesian tree for 38 haplotypes based on mtDNA complete control region of *C. argus*

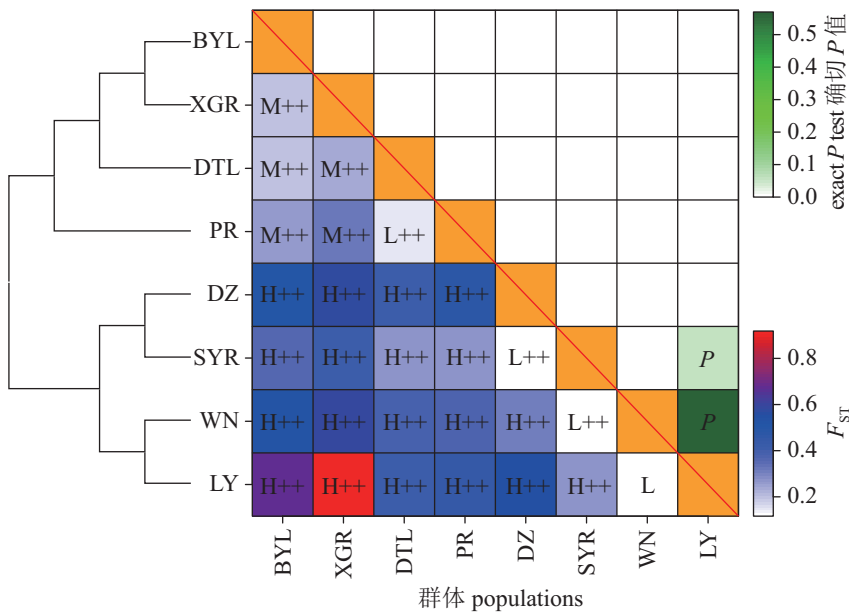


图 4 乌鳢群体NJ聚类树(左)、 F_{ST} 值(左下三角)和确切P值(右上三角)

根据 F_{ST} 值大小, 把群体间遗传差异程度分为低(-1, 0.15)、中[0.15, 0.25)和高[0.25, 1)水平, 分别用L、M和H表示, +表示0.05显著性水平, ++表示0.01显著性水平

Fig. 4 Neighbour-Joining (NJ) cluster tree (left), F_{ST} (below diagonal) and exact P test (above diagonal) of *C. argus*

The level of genetic differentiation computed by pairwise F_{ST} , low (-1, 0.15), middle [0.15, 0.25) and high [0.25, 1), was respectively noted by L, M and H; the plus and two-plus sign represented the significance level of 0.05 and 0.01

表2 基于控制区全序列的8个乌鳢群体SAMOVA预分组

分组 group	按地理结构划分 structure Geo	F_{CTgeo}	P	不按地理结构划分 structure Nogeo	$F_{CTnogeo}$	P
2	(PR, BYL, DTL, XGR)(DZ, SYR, WN, LY)	0.271	0.022±0.005	(PR, BYL, DTL, XGR)(DZ, SYR, WN, LY)	0.271	0.018±0.006
3	(PR, BYL, DTL, XGR)(DZ, SYR)(WN, LY)	0.292	0.007±0.002	(PR, BYL, DTL, XGR)(DZ, SYR)(WN, LY)	0.292	0.007±0.003
4	(PR, DTL)(BYL, XGR)(DZ, SYR)(WN, LY)	0.286	0.009±0.004	(PR, DTL)(BYL, XGR)(DZ, SYR)(WN, LY)	0.286	0.009±0.003
5	(PR)(DTL)(BYL, XGR)(DZ, SYR)(WN, LY)	0.293	0.002±0.001	(PR)(DTL)(BYL, XGR)(DZ, SYR)(WN, LY)	0.293	0.005±0.003
6	(PR)(DTL)(BYL, XGR)(DZ)(SYR)(WN, LY)	0.303	0.007±0.003	(PR)(DTL)(BYL, XGR)(DZ)(SYR)(WN, LY)	0.303	0.007±0.003
7	(PR)(DTL)(BYL, XGR)(DZ)(SYR)(WN)(LY)	0.308	0.034±0.005	(PR)(DTL)(BYL, XGR)(DZ)(SYR)(WN)(LY)	0.308	0.032±0.006

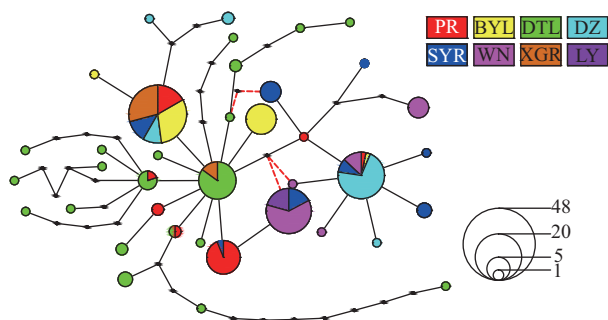


图5 乌鳢单倍型网络图

单倍型间的连线段代表突变次数，虚线只由UMPT产生，实线由UMPT和MST同时产生

Fig. 5 Haplotypes network showing genetic relationship in eight populations of all individuals for *C. argus*

The line joining haplotypes represented one nucleotide substitution and dotted lines were only generated by UMPT

和LY vs. WN群体间存在随机交配现象(图4)。

2.5 群体历史动态

中国乌鳢7个群体的中性检验显示Tajima's D 检验和Fu's F_s 检验值均为显著负值(表3), 核苷酸不配对分布的观测分布和期望分布拟合优度较好且为单峰分布(图6), 提示乌鳢群体经历扩张事件。空间扩张模型由于每世代迁移数量 M 值较小($M < 50$), 因此对于7个群体进行群体数量扩张模型的计算^[11-12]。

由于乌鳢控制区的突变速率未知, 根据刘宪亭等^[13]乌鳢上新世(5.300—2.588百万年)的化石记录以及Wang等^[14]计算得到乌鳢和斑鳢的分化时间为4.4百万年(1.2—8.1百万年, 95%CI), 本研究基于乌鳢和斑鳢mtDNA控制区净遗传距离计算得到乌鳢控制区2.57%的分歧速率。基于2.57%的分歧速率, 中国乌鳢群体数量扩张时间在0.160百万年(0.077—0.228百万年, $CI=95%$),

处于中更新世晚期。

采用未校正的分子替换速率(substitution rate, $R_s=1$)和校正后的分支分歧速率(divergence rate, $R_d=2.57%$ 每位点每百万年)构建BSP曲线来模拟乌鳢群体有效种群变动情况。结果显示, 中国乌鳢7个群体表现出近期2次快速增长和1次下降(图7), 其中在中更新世晚期到晚更新世0.222—0.050百万年出现了一次较明显的快速增长, 之后在晚更新世末次冰期0.050—0.010百万年出现了有效种群下降, 伴随着全新世到来, 在0.010百万年之后, 乌鳢群体又发生了1次较小的有效种群增长。

对于单个群体的群体历史动态进行分析, 只有DTL群体表现出扩张事件。DTL群体扩张事件在0.166百万年(0.040—0.349百万年, $CI=95%$), BSP曲线同样显示出0.160百万年左右的的有效种群快速增长, 处于中更新世晚期(表3, 图8, 图9)。

3 讨论

3.1 群体遗传多样性

物种群体遗传多样性是生物多样性的核心组分之一^[15], 较低的遗传多样性面对环境压力时表现出较弱的容受力, 使群体发生缩小、遭遇瓶颈甚至灭亡。反之, 较高的遗传多样性则影响相对较小。本研究采用控制区全序列对乌鳢群体进行遗传学研究, 遗传多样性分析显示大多数群体均表现出较低的核苷酸多样性水平, 单倍型多样性分布则以北纬34°左右为分界线, 其以北的群体遗传多样性水平中等偏低, 其以南的淮河流域和中国南方的群体单倍型多样性水平较高(表1, 图2)。

出现乌鳢南北方遗传多样性水平差异的原

表 3 乌鳢群体中性检验和核苷酸不配对分析参数

Tab. 3 Neutrality test and the indices of mismatch distributions for sudden and spatial expansion of *C. argus*

分组 group	中性检验 neutrality test				模型 model	核苷酸不配对分布 mismatch distribution					
	Tajima's <i>D</i>		Fu's <i>F_s</i>			拟合优度检验 test of goodness-of-fit				群体动态参数 demographic parameters	
	<i>D</i>	<i>P</i>	<i>F_s</i>	<i>P</i>		SSD	<i>P</i> _{SSD}	<i>H_{ri}</i>	<i>P</i> _{<i>H_{ri}</i>}	τ	<i>M</i>
7个群体	-1.663	0.009	-19.917	0.000	数量 sudden	0.011	0.119	0.036	0.216	3.736	
					空间 spatial	0.007	0.501		0.525	3.526	10.712
DTL群体	-1.611	0.038	-9.983	0.000	数量 sudden	0.001	0.976	0.005	1.000	3.875	
					空间 spatial	0.002	0.946		1.000	1.844	4.062

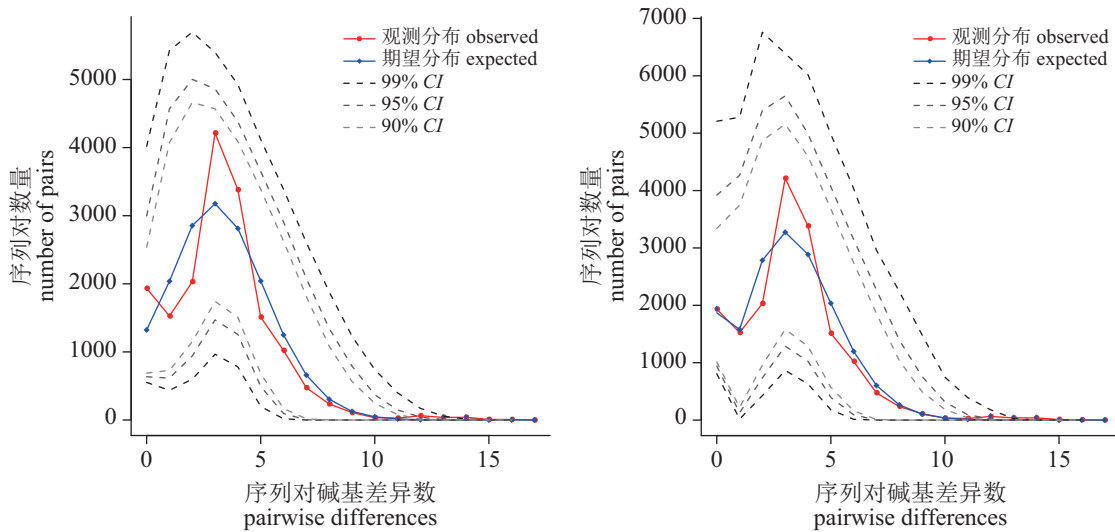


图 6 乌鳢群体数量(左)和空间(右)扩张核苷酸不配对分布图

Fig. 6 Mismatch distribution for sudden expansion (left) and spatial expansion (right) based on mtDNA complete control region sequences of *C. argus*

因可能与中国地质环境气候的变化相关。北方相对干冷的暖温带季风气候和南方相对温暖的亚热带季风气候，以及秦岭山脉屏障对季风的阻断作用加大南北气候与生物的差异，使得中国南北方在面临冰期—间冰期的交替循环时，温度、降雨量、河流扩缩等方面表现出显著不同^[16]。中国北方群体面临环境压力的考验较大，乌鳢的摄食量和范围相对较小，河流缩小导致水域之间群体的基因交流相对较少，遗传信息的保存和遗传多样性水平较低；南方群体则相反，第四纪以来，相对温和的地理环境条件使得乌鳢群体在历史动态中受到约束较小，遗传多样性相对丰富。另外，近年来过度捕捞日益加重，北方在其河流系统相对薄弱的情况下群体遗传信息保存的压力更大。值得注意的是，

北方群体中黑龙江群体(HLR)表现出较高水平的单倍型多样性，这可能与第四纪以来，新构造运动导致黑龙江袭夺水系的形成^[17]，面临冰期—间冰期的波动，河流系统相对较大的黑龙江水系对乌鳢等鱼类遗传信息的保存起着重要作用。

3.2 群体遗传关系和结构

通过系统发育树构建乌鳢群体单倍型，遗传关系显示单倍型之间并未出现较深的世系(图3)；基于距离法构建的群体聚类树显示，大多数群体之间均未表现出与地理位置相对应的关系(图4)；单倍型网络图显示出多个主单倍型(图5)；方差分析结果和两两群体 F_{ST} 值显示，各个群体之间存在遗传结构差异，大多数群体之间也表现出

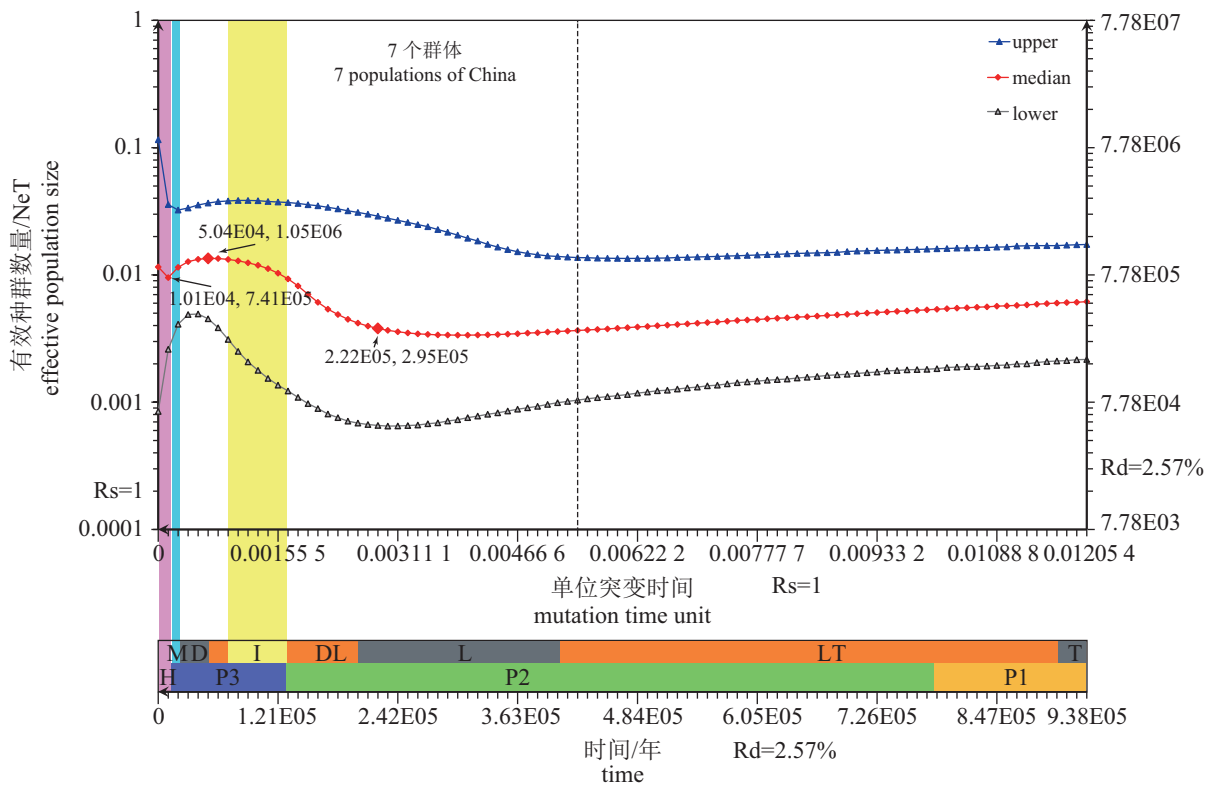


图 7 中国乌鳢7个群体BSP分析

H.全新世, M.末次盛冰期, I.末次间冰期, P3.晚更新世, P2.中更新世, P1.早更新世, D.大理冰期, L.庐山冰期, T.大姑冰期, DL.庐山—大理间冰期; LT.大姑—庐山间冰期

Fig. 7 BSP based on mtDNA complete control region sequences of *C. argus*

H. the Holocene, M. the Last Glacial Maximum, I. the Last Interglacial Period, P3. the Late Pleistocene, P2. the Middle Pleistocene, P1. the Early Pleistocene, D. Dali Glaciation, L. Lushan Glaciation, T. Dagu Glaciation, DL. Lushan-Dali Interglacial Period; LT. Dagu-Lushan Interglacial Period

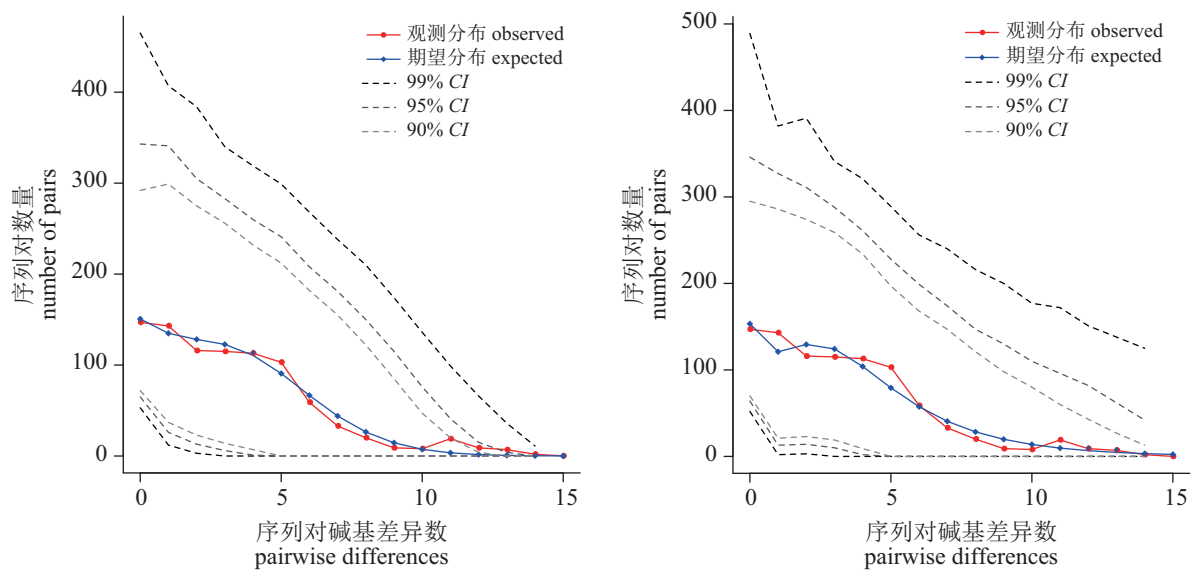


图 8 乌鳢洞庭湖群体数量(左)和空间(右)扩张核苷酸不配对分布图

Fig. 8 Mismatch distribution for sudden expansion (left) and spatial expansion (right) of PYL population based on mtDNA complete control region sequences of *C. argus*

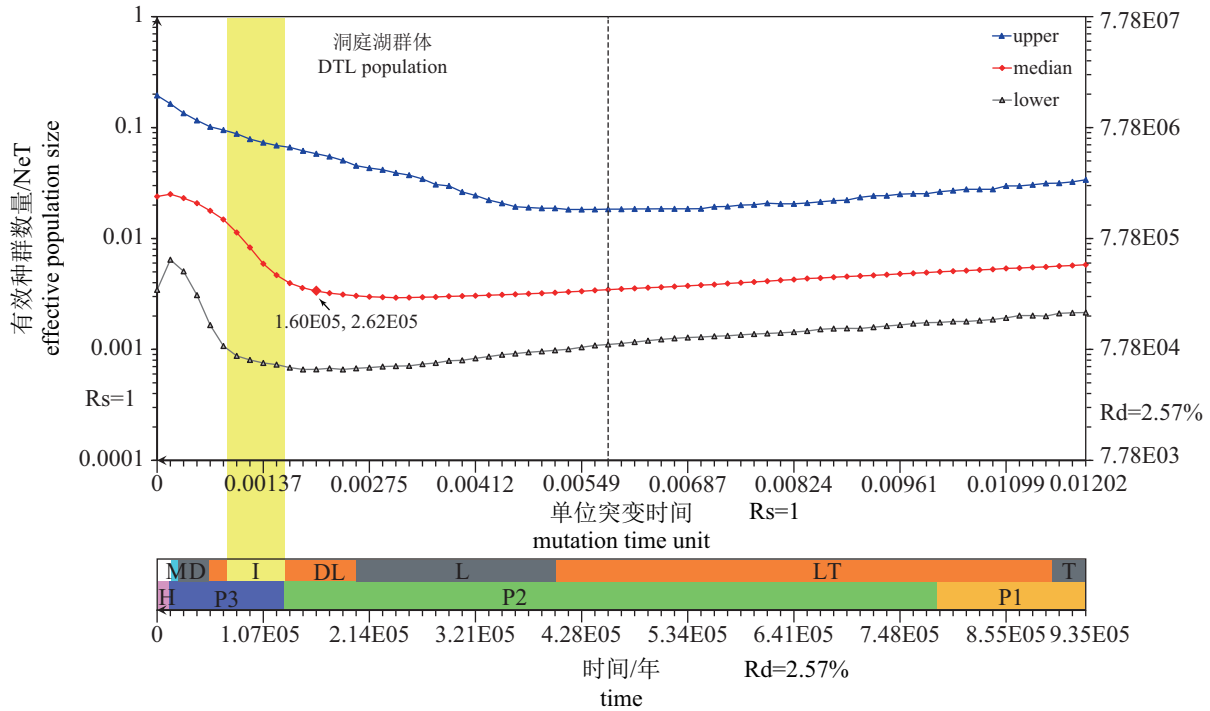


图 9 乌鳢洞庭湖群体BSP分析

Fig. 9 BSP of Dongting Lake population based on control region sequences of *C. argus*

较大的遗传分化, 只有LY vs. WN、SYR vs. WN和SYR vs. DZ群体间存在较小的遗传差异(表2, 图4)。

这表明乌鳢群体间的遗传分化是近期形成的, 并未形成较深的世系^[18]; 随着地质运动, 乌鳢群体发生栖息地的扩张, 之后各个河流系统的逐渐形成和地理隔离, 导致群体之间产生确切的遗传分化, 但是并未表现与地理位置相对应的遗传关系。网络图显示出多个主单倍型, 且主单倍型中存在多个群体共享, 这可能与冰期—间冰期河流缩扩导致不同地理群体发生隔离与再次接触交流有一定关系, 也可能与近些年来养殖活动的增加, 养殖群体对野生群体的遗传结构造成一定影响有关。乌鳢产浮性非粘性卵、适应能力强、跳跃能力强易游动等习性可能导致相同水域群体(如LY和WN群体)之间存在广泛的基因交流, 从而导致较小的遗传分化。

3.3 群体历史动态

对中国乌鳢7个地理群体进行群体历史动态分析, 发现乌鳢扩张时间发生在0.16百万年(0.22—0.05百万年)左右, 位于中更新世晚期的庐山—大理间冰期^[19-20]或者第五次冰期后的间冰期(0.2—0.1百万年)阶段^[21-22]; 之后乌鳢群体在末次间冰期(0.13—0.08百万年)后的末次冰期尤其是盛冰

期期间发生有效种群的下降; 伴随着全新世全球气候的变暖, 乌鳢群体发生了有效种群的小幅度增长。这表明第四纪更新世气候的波动, 尤其是中更新世间冰期气候的转暖, 末次盛冰期的降温 and 冰后期全新世的到来可能对乌鳢群体的数量和栖息地的扩缩起着重要作用。DTL群体也同样表现出中更新世庐山—大理间冰期阶段的群体扩张。这与第四纪更新世中期洞庭盆地扩展到最大^[23], 洞庭湖区气候由凉干转暖湿, 中更新世晚期气候为温湿至暖湿^[24]有重要关系。

然而, 基于结构溯祖(structured coalescent), 结构种群的谱系结构分为两个阶段: 近期的分散相(scattering phase)和祖先的收集相(collecting phase)^[18, 25-27]存在明显结构的谱系, 在从祖先收集相进入近期分散相时, 会明显地引起有效种群大小的下降^[28-29]。BSP或EBSP是基于溯祖理论构建谱系分支而推断有效种群大小、种群结构和抽样策略等混合结构效应(confounding structure effect)能够影响有效种群大小的估算^[30-32], 如产生有效种群下降的假象^[29]。本研究中, 遗传谱系未表现出明显的分散相和收集相的分界, 但是乌鳢群体间存在遗传结构, BSP曲线中表现的末次冰期时期乌鳢有效种群的下降值可能偏高。

本研究中由于对中国乌鳢采样地点和数量的不全面,以及采用单个分子标记手段进行相关研究,对乌鳢群体遗传变异分析可能存在一定偏差。扩增212个个体得到的907 bp控制区全序列仅定义了38个单倍型,27个简约信息位点,序列替换模型为HKY+I ($Ti/Tv=0.9403$, $I=0.9180$),表明乌鳢控制区较低的遗传变异。本研究中黄河流域LY群体遗传多样性较低,其样品采集较难,2次采集只得到了6尾样品,因此,LY群体的遗传多样性需要随着样本数量的增加进一步确认。因此,更加全面的采样以及采用高灵敏度和多种分子标记,如基于二代测序的高通量SNP位点等标记手段进一步研究才能更加清楚地了解乌鳢群体的遗传变异和适应机制。

感谢介子林研究员、王益昌老师和李渊博士等提供的乌鳢样品。

参考文献:

- [1] 潘炯华,钟麟,郑慈英等.广东淡水鱼类志[M].广州:广东科技出版社,1991,1-546.
- Pan J L, Zhong L, Zheng C Q, *et al.* The Freshwater Fishes of Guangdong Province [M]. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou, 1991: 1-540(in Chinese).
- [2] Courtenay W R, Williams J D. Snakeheads (Pisces, Channidae): a biological synopsis and risk assessment [M]. US Geological Survey, 2004: 1251.
- [3] Lapointe N W R, Thorson J T, Angermeier P L. Seasonal meso- and microhabitat selection by the northern snakehead (*Channa argus*) in the Potomac river system[J]. Ecology of Freshwater Fish, 2010, 19(4): 566-577.
- [4] Zhuo X, Liang R, Chen Y, *et al.* Genetic characterization of northern snakehead (*Channa argus*) populations in China using microsatellite markers[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2012, 43(8): 25-31.
- [5] 肖明松,崔峰,康健等.淮河乌鳢线粒体DNA控制区结构分析及遗传多样性研究[J].华中师范大学学报(自然科学版),2013,47(1): 82-90.
- Xiao S M, Cui F, Kang J, *et al.* Genetic structure and variation of wild *Ophicephalus argus cantor* from Huaihe River based on MtDNA D-loop sequences[J]. Journal of Central China Normal University (Natural Science Edition), 2013, 47(1): 82-90(in Chinese).
- [6] 高志远.中国野生乌鳢(*Channa argus*)遗传多样性分析[D].广州:暨南大学,2013.
- Gao Z Y. Genetic diversity of wild populations of *Channa argus* in China [D]. Guangzhou: Jinan University, 2013.
- [7] Zhou A G, Zhuo X L, Zou Q, *et al.* Population genetic diversity of the northern snakehead (*Channa argus*) in China based on the mitochondrial DNA control region and adjacent regions sequences[J]. Mitochondrial DNA, 2014, 26(3): 341-349.
- [8] 董新培,穆淑梅,周楠等.白洋淀乌鳢线粒体D-Loop区序列遗传多样性分析[J].河北大学学报(自然科学版),2014,34(2): 201-206.
- Dong X P, Mu S M, Zhou N, *et al.* Genetic diversity of mitochondrial DNA D-Loop sequences of *Channa argus* in Baiyangdian[J]. Journal of Hebei University (Natural Science Edition), 2014, 34(2): 201-206(in Chinese).
- [9] 董新培,穆淑梅,周楠等.不同地理群体乌鳢线粒体DNA控制区结构分析及遗传多样性[J].水产学报,2014,38(9): 1277-1285.
- Dong X P, Mu S M, Zhou N, *et al.* Structure analysis of mtDNA D-Loop region and the genetic diversity of *Channa argus* in different populations[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(9): 1277-1285(in Chinese).
- [10] Orrell T M, Weigt L. The Northern Snakehead *Channa argus* (Anabantomorpha: Channidae), a non-indigenous fish species in the Potomac River, USA[J]. Proceedings of the Biological Society of Washington, 2005, 118(2): 407-415.
- [11] Ray N, Currat M, Excoffier L. Intra-Deme molecular diversity in spatially expanding populations[J]. Molecular Biology and Evolution, 2003, 20(1): 76-86.
- [12] Excoffier L. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model[J]. Molecular Evolution, 2004, 13(4): 853-864.
- [13] 刘宪亭,苏德造.山西榆社盆地上新世鱼类[J].古脊椎动物学报,1962,6(1): 1-25.
- Liu X T, Su D Z. Pliocene fishes from the Yushe basin, Shan Xi[J]. Vertebrata Palasiatica, 1962, 6(1): 1-25(in Chinese).
- [14] Wang J, Yang G. The complete mitogenome of the snakehead *Channa argus* (Perciformes: Channoidei): genome characterization and phylogenetic implica-

- tions[J]. *Mitochondrial DNA*, 2011, 22(4): 120-129.
- [15] Solbrig O T. From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity[J]. *Ecosistema*, 1991.
- [16] 张兰生. 中国古地理-中国自然环境的形成[M]. 北京: 科学出版社, 2012, 1-425.
- Zhang L S. Palaeogeography of China: the formation of the Chinese natural environment[M]. Beijing: Science Press, 2012, 1-425(in Chinese).
- [17] 裘善文, 王锡魁, Makhinov A N, 等. 中国东北平原及毗邻地区古水文网变迁研究综述[J]. *地理学报*, 2014, 69(11): 1604-1614.
- Qiu S W, Wang X K, Makhinov A N, *et al.* Summary of the paleodrainage pattern changes in the Northeast China Plain and its neighboring areas[J]. *Acta Geographica Sinica*, 2014, 69(11): 1604-1614(in Chinese).
- [18] Wakeley J. Nonequilibrium migration in human history[J]. *Genetics*, 1999, 153(4): 1863-71.
- [19] 王敏. 庐山第四纪冰川与地质遗迹[D]. 北京: 中国地质科学院, 2007.
- Wang M. Quaternary glacier and geologic remnants in Lushan area [D]. Beijing: Chinese Academy of Geological Sciences, 2007(in Chinese).
- [20] 景才瑞, 刘会平. 论中国第四纪冰期与间冰期[J]. *成都理工大学学报(自然科学版)*, 1999, 26(1): 97-100.
- Jing C R, Liu H P. On the glacial and interglacial stages in Quaternary of China[J]. *Journal of Chengdu University of Technology (Natural Science Edition)*, 1999, 26(1): 97-100(in Chinese).
- [21] 孙殿卿, 吴锡浩. 关于中国第四纪冰川地质的研究[J]. *中国地质科学院院报*, 1987, 9(1): 121-135.
- Sun D Q, Wu X H. Study on the quaternary glacial geology of China[J]. , 1987, 9(1): 121-135(in Chinese).
- [22] 施雅风. 论李四光教授的庐山第四纪冰川是对泥石流误读的误读[J]. *地质论评*, 2010, 56(5): 683-692.
- Shi Y F. On Prof. Lee's having misread debris flow deposits as Quaternary glaciations in the Lushan Area, Jiangxi Province[J]. *Geological Review*, 2010, 56(5): 683-692(in Chinese).
- [23] 梁杏, 张人权, 皮建高等. 洞庭盆地第四纪构造活动特征[J]. *地质科技情报*, 2001, 20(2): 11-44.
- Liang X, Zhang R Q, Pi J G, *et al.* Characteristics of tectonic movement of Dongting Basin in the Quaternary period[J]. *Geological Science and Technology Information*, 2001, 20(2): 11-44(in Chinese).
- [24] 张人权, 梁杏, 张国梁等. 洞庭湖区第四纪气候变化的初步探讨[J]. *地质科技情报*, 2001, 20(2): 1-5.
- Zhang R Q, Liang X, Zhang G L, *et al.* A preliminary study of climatic change in Dongting Lake area in the Quaternary period[J]. *Geological Science and Technology Information*, 2001, 20(2): 1-5(in Chinese).
- [25] Wakeley J, Aliacar N. Gene genealogies in a metapopulation[J]. *Genetics*, 2001, 159(2): 893-905.
- [26] Wakeley J. The coalescent in an island model of population subdivision with variation among demes[J]. *Theoretical Population Biology*, 2001, 59(2): 133-144.
- [27] Wakeley J. The effects of subdivision on the genetic divergence of populations and species[J]. *Evolution*, 2000, 54(4): 1092-1101.
- [28] Pannell J R. Coalescence in a metapopulation with recurrent local extinction and recolonization[J]. *Evolution*, 2003, 57(5): 949-961.
- [29] Heller R, Chikhi L, Siegismund H R. The confounding effect of population structure on Bayesian skyline plot inferences of demographic history[J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(5): e62992.
- [30] Stadler T, Haubold B, Merino C, *et al.* The impact of sampling schemes on the site frequency spectrum in nonequilibrium subdivided populations[J]. *Genetics*, 2009, 182(1): 205-216.
- [31] Chikhi L, Sousa V C, Luisi P, *et al.* The confounding effects of population structure, genetic diversity and the sampling scheme on the detection and quantification of population size changes[J]. *Genetics*, 2010, 186(3): 983-995.
- [32] Peter B M, Wegmann D, Excoffier L. Distinguishing between population bottleneck and population subdivision by a Bayesian model choice procedure[J]. *Molecular Ecology*, 2010, 19(21): 4648-4660.

Genetic diversity and structure analysis based on the mitochondrial DNA control region of the northern snakehead (*Channa argus*)

ZHOU Wei¹, GAO Tianxiang², WANG Jun³, SONG Na^{1*}

(1. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

2. Fisheries College, Ocean University of Zhejiang, Zhoushan 316022, China;

3. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China)

Abstract: The northern snakehead (*Channa argus*) is extensively distributed throughout rivers and lakes of China. With overexploitation and water eco-environment deterioration, the resources of *C. argus* are severely affected. To examine genetic structure and the demographic history of the northern snakehead, we collected 212 specimens from 8 locations for generating mitochondrial DNA complete control region sequences. Result showed that the length of control region is about 907 bp. The genetic diversity in southern China is higher than that in the north with boundary line 34°N. The factors that warm and wet climate in the south China and dry and cold climate in the north China, and that the rapid uplift of Qinling Mountain aggravated differentiation of the east Asian monsoon, may have an important influence on genetic diversity. The phylogenetic tree showed a shallow genealogy and high genetic differentiation and significant level of genetic structure which behaved in different drainages. This indicated that geographical barriers led to recent genetic differentiation. The demographic history of 7 populations of China displayed that the northern snakehead experienced population rapid growth in the interglacial period of the middle Quaternary. Then, the demography declined during the last glacial period. With climatic warming in the Holocene, a slight population growth happened. The Dongting Lake population also experienced a population expansion in the interglacial period of the middle Quaternary. The glacial-interglacial cycles in the Quaternary, especially from the middle Quaternary, caused pronounced climatic fluctuations and had an important influence on the northern snakehead populations. Information on genetic diversity and genetic structure will have implications for the management of fisheries and conservation efforts.

Key words: *Channa argus*; mtDNA control region; genetic diversity; genetic structure; population demography

Corresponding author: SONG Na. E-mail: songna624@163.com

Funding projects: Special Fund for Agro-scientific Research in the Public Interest (201303050)