

文章编号: 1000-0615(2017)08-1169-14

DOI: 10.11964/jfc.20160910539

同域分布两种鲤科鱼类种群遗传结构的比较

程清清, 顾钱洪*, 方冬冬, 李学军,
周传江, 孟晓林, 聂国兴

(河南师范大学水产学院, 河南省水产动物养殖工程技术研究中心, 河南新乡 453007)

摘要: 为了解河南省境内黄河水系和卫河水系棒花鱼和鲮条的鱼类遗传多样性现状, 利用线粒体细胞色素b (*cytb*) 基因, 对这两种鱼类开展群体遗传学研究。结果显示, 棒花鱼和鲮条群体多态性较低; 系统发育树和单倍型网络图结果显示棒花鱼和鲮条均由3个线粒体谱系组成; 棒花鱼和鲮条种群间均存在明显的遗传分化, 种群间中等偏低的基因流解释了两种鱼类均具有较低的遗传多样性和明显的种群分化; 群体历史动态分析显示, 棒花鱼和鲮条种群数量分别在距今约0.019百万年和0.026百万年开始锐减。鉴于群体多态性, 种群分化和群体历史动态研究, 这两种鱼类的遗传多样性均较低, 需加强对其资源保护。

关键词: 棒花鱼; 鲮条; *cytb*; 种群遗传多样性; 黄河水系; 卫河水系

中图分类号: Q 347; S 917.4

文献标志码: A

棒花鱼(*Abbottina rivularis*)和鲮条(*Hemiculter leucisculus*)隶属于鲤形目(Cypriniformes), 鲤科(Cyprinidae), 为常见的小型淡水鱼类。棒花鱼底栖性, 喜栖息于静止或流动的水体底层^[1]; 鲮条栖息于水体中上层, 喜群居^[2]。这两种鱼类在我国河流、湖泊中分布广泛, 生命力较强。近几十年来, 由于过度捕捞、水环境污染, 以及水库大坝建设等人类活动导致河流生境的破碎化和片段化^[3-4]。生境片段化容易使物种产生遗传漂变, 种群间基因流受阻^[5], 进而降低种群的遗传变异, 增加种群间遗传分化, 最终会降低物种的遗传多样性^[6], 因此, 河流生境的片段化不利于鱼类资源的保护和遗传多样性的维持。中国作为鲤科鱼类的主要分布区, 由于长期的过度捕捞和水环境破坏, 以及水利工程建设导致河流水文情势发生变化, 其中很多野生鱼类如稀有鮡鲫(*Gobiocypris rarus*)^[7]、鲤(*Cyprinus carpio*)^[8]、银鮡(*Squalidus argentatus*)^[9]等资源遭受

严重的衰退。特别是在河南省境内, 水环境变化导致鱼类资源衰退的问题更为严重, 对河南省长期的鱼类资源调查发现, 很多河流因水库大坝建设, 下游常年干涸, 鱼类资源基本消失。茹辉军等^[10]对黄河干流鱼类群落特征进行研究, 发现黄河鱼类多样性和资源均呈明显下降趋势, 一些具有地域性经济价值的鱼类消失, 珍稀和特有鱼类种数减少。在我国, 过度捕捞和生境片段化导致鱼类资源衰退的现象比较普遍, 但不同鱼类受到影响的程度可能有差异。生境片段化和过度捕捞对不同生态习性鱼类的影响程度可能不同, 基于这一点提出两种假设: ①相比底层鱼类, 上层喜集群的鱼类更容易遭受过度捕捞的威胁和生境片段化的影响, 种群近交衰退和遗传漂变的可能性更大, 因此, 同域分布的棒花鱼和鲮条种群遗传变异和遗传分化上可能存在较大差异; ②棒花鱼和鲮条均受到严重的过度捕捞和生境片段化影响, 两种

收稿日期: 2016-09-12 修回日期: 2016-10-17

资助项目: 国家自然科学基金(31601851); 河南省重点科技攻关项目(142102110144, 142102110057, 122102110049, 122102310357); 河南省高校科技创新团队支持计划(14IRTSTHN013)

通信作者: 顾钱洪, E-mail: qianhong_g@163.com

鱼类均表现出低遗传多样性和明显的种群分化。

目前国内外对棒花鱼和鲇条的研究主要集中在基础生物学^[11-12]、肌肉营养成分^[13-14]、生殖习性、性腺发育等方面^[15-16]，而关于其群体遗传学的研究鲜见报道。种群遗传分析是用来评估遗传多样性，实施保护工作的一种广泛使用的方法^[17]。通过分析棒花鱼和鲇条种群遗传多样性，了解棒花鱼和鲇条在河南省黄河和卫河水系的种质资源状况，对保护河南野生鱼类资源具有重要意义。

线粒体DNA(mtDNA)具有结构简单、无内含子，严格的母系遗传、几乎不发生重组等优点，已被广泛用于物种鉴定和遗传多样性研究^[18]。其中，线粒体细胞色素b(*cytb*)基因备受关注，进化速率适中，足以阐明种间的系统分化关系，适合种群水平差异的检测^[19]，已广泛应用于鱼类群体遗传多样性和系统发育研究中^[20-21]。本研究采用线粒体*cytb*基因，对黄河和卫河水系河南段的棒花鱼和鲇条开展遗传多样性研究，并比较这两种不同生活习性鱼类的种群遗传结构，研究结果将为这两种鱼类的资源保护和管理提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

采集河南省境内黄河水系和卫河水系不同地理种群棒花鱼和鲇条，采集信息见表1和图1。根据形态学鉴定确认后，剪取鳍条或背部肌肉组织，提取DNA备用。

1.2 基因组DNA提取、*cytb*基因片段扩增与测序

采用传统的酚—氯仿法提取基因组DNA。用1%琼脂糖凝胶电泳检测DNA质量，紫外分光光度计检测DNA浓度。*cytb*基因扩增的通用引物序列：*cytb* F: 5'-AACCACCGTTGTATTCAA CTACAA-3'，*cytb* R: 5'-ACCTCCGATCTTCGGA TTACAAGACCG-3'。引物由上海生工生物公司合成。PCR反应总体积为50 μL，其中Taq DNA polymerase (5 U/μL) 0.4 μL，基因组DNA 2 μL，10×Buffer 5 μL，dNTP (2.5 mmol/L) 4 μL，上下游引物(10 mmol/L)各1 μL，最后补足灭菌双蒸水至终体积。PCR反应条件：94 °C预变性4 min，94 °C变性30 s，60 °C退火1 min，72 °C延伸1 min，30个循环，最后再72 °C延伸10 min。PCR产物使

表 1 样本采集信息

Tab. 1 Sampling information

物种 species	种群 population	编号 code	采样地点 sampling locality	所属水系 drainage system	经度/E longitude	纬度/N latitude	样品数量/条 sample size
棒花鱼 <i>A. rivularis</i>	沁阳	QY	沁阳沁河大桥	黄河水系	112°59'29.72"	35°04'59.97"	18
	五龙口	WLK	五龙口沁河大桥	黄河水系	112°41'26.18"	35°09'14.56"	21
	王堤	WD	长垣王堤文岩渠桥	黄河水系	114°38'14.20"	35°06'59.60"	17
	孙东闸	SDZ	长垣孙东闸文岩渠	黄河水系	114°35'09.53"	35°08'25.91"	13
	小南海	XNH	安阳小南海水库	卫河水系	114°05'05.53"	35°59'23.20"	20
	卫贤镇	WXZ	鹤壁卫贤镇淇河	卫河水系	114°16'56.95"	35°36'20.08"	22
	古贤汤河	GXTH	安阳古贤汤河	卫河水系	114°30'04.70"	35°56'30.30"	17
鲇条 <i>H. leucisculus</i>	丹河铺	DHP	丹河铺镇闪拐村	黄河水系	112°58'05.55"	35°07'25.76"	15
	黄寺渔场	HSYC	原阳县黄寺	黄河水系	113°50'56.27"	34°58'33.58"	18
	金堤河	JDH	台前县张庄金堤河	黄河水系	115°50'21.10"	35°59'09.30"	13
	青龙湖	QLH	封丘青龙湖	黄河水系	114°36'04.44"	34°56'51.93"	27
	孙东闸	SDZ	长垣孙东闸文岩渠	黄河水系	114°35'09.33"	35°08'25.91"	13
	元村镇	YCZ	南乐元村镇	卫河水系	115°05'29.11"	36°07'16.76"	22
	彰武水库	ZWSK	安阳彰武水库	卫河水系	114°08'35.16"	36°05'46.28"	16

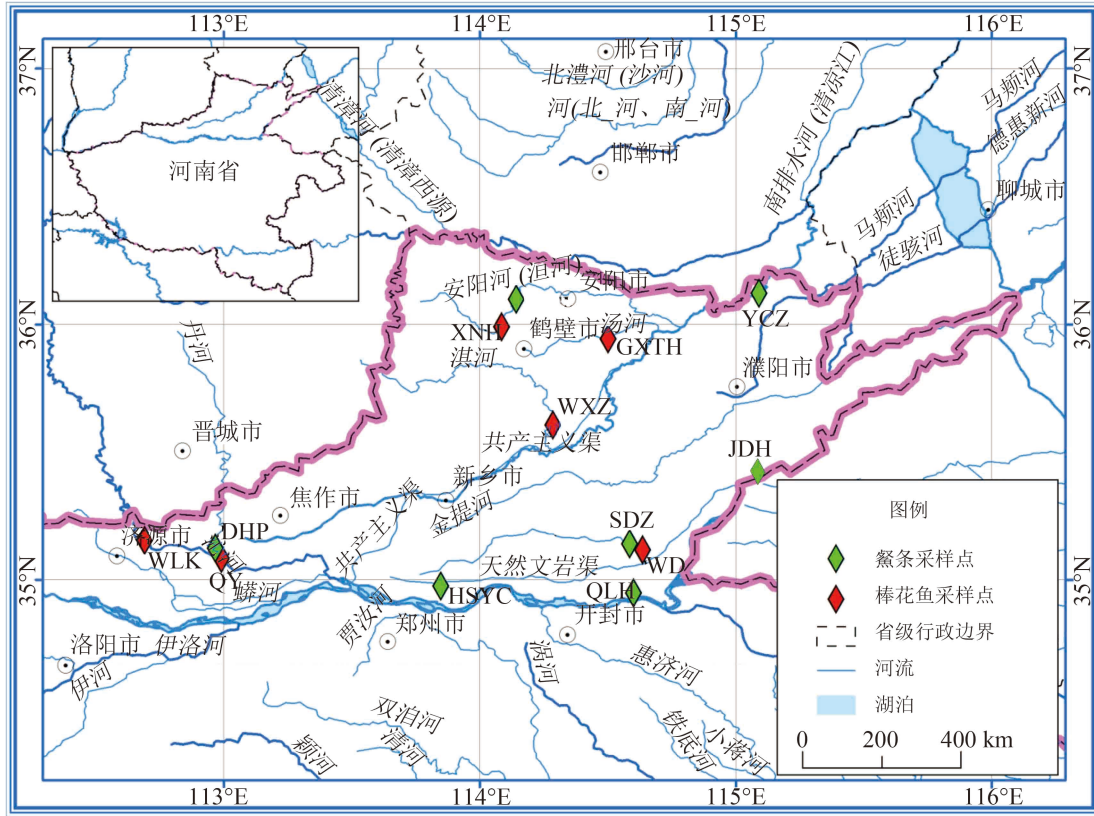


图 1 棒花鱼和鲮条样品采集图

Fig. 1 Sampling map of *A. rivularis* and *H. leucisculus*

用1%的琼脂糖凝胶电泳检测完整性。PCR产物由上海生工生物工程有限公司纯化后双向测序。

1.3 数据分析

每个个体的正反序列进行组装并辅以人工校正, 得到一致序列。编辑后的序列在GenBank中进行BLAST搜寻, 确认扩增片段即为所需目的片段。使用Clustal X2^[22]软件对*cytb*基因序列进行多重比对, 并对比对结果进行手工校正后, 用于核苷酸组成和系统发育分析。变异位点、简约信息位点、单倍型数、单倍型多样性(*h*)、核苷酸多样性(π)以及平均核苷酸差异数(*k*)等遗传多样性参数用软件DNASP v.5^[23]计算。

用MEGA 6.0^[24]软件分析不同序列间的碱基组成、变异位点等。采用最大似然法(maximum likelihood, ML)构建分子系统树。用TCS 1.21软件^[25]构建单倍型网络图, 分析单倍型间的进化关系。由Arlequin 3.0^[26]软件进行分子方差分析(analysis of molecular variance, AMOVA), 先将棒花鱼和鲮条的7个群体都划分为一个组群以验证种群间是否具有显著的遗传分化, 再按水系分

别将棒花鱼和鲮条的不同群体划分为2个组群(黄河水系、卫河水系), 验证是否存在显著的地理结构; 研究采用遗传分化指数(F_{ST})来评价种群间的遗传分化; 采用*Fu's Fs*检验和*Tajima's D*进行中性检验, 以核苷酸错配分布(mismatch distribution)图来推断群体历史是否发生近期扩张。运用BEAST v.1.7.4软件^[27]运行程序, 按每百万年1%突变率构建贝叶斯天际线点图(BSP), 探讨这两种鱼的种群历史动态。最后由Tracer v. 1.5^[28]生成贝叶斯天际线点图(BSP)。利用MIGRATE v 3.0软件^[29]分别计算棒花鱼和鲮条群体间迁移率。

2 结果与分析

2.1 种群遗传变异

经PCR扩增, 得到*cytb*基因片段的扩增产物, 经测序和序列比对得到1110 bp的同源序列。所有*cytb*序列片段中检测到棒花鱼和鲮条变异位点个数分别为34和53, 均无插入/缺失现象。棒花鱼和鲮条4种碱基T、C、A、G平均含量分别为27.2%、29.1%、27.5%、16.2%和

28.3%、28.2%、27.9%、15.6%。棒花鱼和鲈条在 *cytb* 基因的碱基组成上都具有明显的AT偏向性和反G偏倚现象。棒花鱼128个个体共检测出36个单倍型，其中有5个单倍型为群体所共享。鲈条124个个体共检测出44个单倍型，其中有6个单倍型为群体所共享，其余为群体特有单倍型。棒花鱼和鲈条所有样本平均单倍型多样性(*h*)分别为0.947±0.008和0.945±0.011，平均核苷酸多样性(π)分别为0.007 83±0.000 44和0.011 69±0.000 65。鲈条青龙湖(QLH)种群单倍型多样性和核苷酸多样性均最低，最高值出现在黄寺渔场(HSYC)种群。棒花鱼单倍型多样性和核苷酸多样性最高值出现在孙东闸(SDZ)种群，单倍型多样性最低值为五龙口(WLK)种群，而核苷酸多样性最低值为卫贤镇(WXZ)种群(表2)。

2.2 种群遗传结构

棒花鱼和鲈条各自种群内平均遗传距离分别为0.0079和0.0119。鲈条种群间遗传分化系数 F_{ST} 为0.029~0.864，棒花鱼种群间的遗传分化系

数 F_{ST} 为0.110~0.718(表3, 表4)，其中鲈条QLH种群与其他种群间的遗传分化系数 F_{ST} (0.641~0.864)值最大。

基于 *cytb* 基因序列利用MIGRATE软件分别计算棒花鱼和鲈条种群间迁移率(表5, 表6)。结果显示，棒花鱼种群间迁移率为0.08(WXZ→WLK)至16.47(WD→QY)，棒花鱼QY群体与其他群体之间具有最高的单向迁入率($M=89.29$)和最低的单向迁出率($M=8.00$)；而WLK群体与其他群体之间具有最低的单向迁入率($M=0.50$)和最高的单向迁出率($M=25.35$)。鲈条种群间迁移率为0.18(HSYC→QLH)至8.32(ZWSK→SDZ)，各群体单向迁入率和单向迁出率具有不对称性，单向迁入率最高的是SDZ($M=39.02$)，迁入率最低的是QLH($M=1.34$)，单向迁出率最高的是ZWSK($M=21.47$)，迁出率最低的是JDH($M=15.11$)。

AMOVA分析结果表明，棒花鱼种群间的遗传变异占总变异的42.81% ($P<0.0001$)，鲈条种群间的变异占总变异的61.98% ($P<0.0001$) (表7)。按照不同水系分别对棒花鱼和鲈条进行多层次AMOVA

表 2 基于 *Cytb* 基因序列得出的群体遗传多样性参数

Tab. 2 Parameters of genetic diversity based on *Cytb* sequences

物种 species	群体 population	样本数 sample size	单倍型数/ <i>n</i> no. of haplotype	单倍型多样性 指数(<i>h</i>) haplotype diversity	核苷酸多样性 指数(π) nucleotide diversity	多态位点数(S) numbers of polymorphic sites	中性检验 neutrality tests	
							<i>Tajima's D</i>	<i>Fu's Fs</i>
棒花鱼 <i>A. rivularis</i>	QY	18	11	0.817±0.095	0.003 88±0.000 63	15	-0.046 82	-2.812 64
	WLK	21	2	0.429±0.089	0.004 63±0.000 96	12	1.920 94	11.097 99
	WD	17	4	0.787±0.043	0.006 24±0.000 67	14	2.570 87	6.761 42
	SDZ	13	9	0.936±0.051	0.008 75±0.000 90	19	2.502 22	0.078 09
	XNH	20	5	0.668±0.097	0.004 00±0.000 66	10	2.007 50	3.428 29
	WXZ	22	8	0.892±0.033	0.002 73±0.000 49	11	0.009 68	-0.586 84
	GXTH	17	4	0.743±0.064	0.004 99±0.001 03	13	1.674 23	5.496 68
	总计	128	36	0.947±0.008	0.007 83±0.000 44	34	1.161 26	-5.563 31
鲈条 <i>H. leucisculus</i>	DHP	15	10	0.857±0.090	0.005 34±0.000 83	19	0.056 17	-1.560 50
	HSYC	18	11	0.941±0.033	0.009 72±0.001 28	23	2.420 40	0.352 56
	JDH	13	8	0.808±0.113	0.004 02±0.000 76	15	-0.321 59	-1.031 69
	QLH	27	3	0.325±0.104	0.002 74±0.000 93	11	0.211 46	5.736 94
	SDZ	13	7	0.897±0.054	0.003 47±0.000 74	14	-0.611 90	-0.434 07
	Y CZ	22	7	0.874±0.032	0.004 56±0.000 52	14	1.139 98	1.998 97
	ZWSK	16	8	0.892±0.048	0.005 02±0.000 73	14	1.242 04	0.359 07
	总计	124	44	0.945±0.011	0.011 69±0.000 65	53	1.001 20	-5.891 29

表 3 基于 *cytb* 基因序列棒花鱼群体间的遗传距离(对角线上)和遗传分化指数(对角线下)Tab. 3 Estimates of pairwise genetic distances (above diagonal) and the F_{ST} (below diagonal) among populations of *A. rivularis* based on *cytb* gene

群体 population	QY	WLK	WD	SDZ	XNH	WXZ	GXTH
QY		0.0051	0.0021	0.0019	0.001	0.0017	0.0012
WLK	0.538**		0.0083	0.0007	0.0079	0.0094	0.0082
WD	0.297**	0.603**		0.0046	0.0019	0.0032	0.0012
SDZ	0.244**	0.110	0.381**		0.0035	0.0041	0.0037
XNH	0.194**	0.640**	0.263**	0.375**		0.0009	0.0006
WXZ	0.343**	0.718**	0.426**	0.455**	0.213**		0.0012
GXTH	0.209**	0.628**	0.179*	0.359**	0.116*	0.237**	

注: * 差异显著 ($P < 0.05$); ** 差异极显著 ($P < 0.01$), P 为遗传分化指数显著性检验值, 下同Notes: *. significant difference ($P < 0.05$); **. extremely significant difference ($P < 0.01$); P means value for test of F_{ST} , the same below表 4 基于 *cytb* 基因序列餐条群体间的遗传距离(对角线上)和遗传分化指数(对角线下)Tab. 4 Estimates of pairwise genetic distances (above diagonal) and the F_{ST} (below diagonal) among populations of *H. leucisculus* based on *cytb* gene

群体 population	DHP	HSYC	JDH	QLH	SDZ	YCZ	ZWSK
DHP		0.0033	0.0039	0.0201	0.0027	0.0013	0.0017
HSYC	0.293**		0.002	0.0099	0.0019	0.0021	0.0021
JDH	0.447**	0.209**		0.0189	0.0007	0.0015	0.0013
QLH	0.844**	0.641**	0.855**		0.0193	0.0198	0.0193
SDZ	0.373**	0.196**	0.156**	0.864**		0.0006	0.0006
YCZ	0.216**	0.233**	0.249**	0.845**	0.120*		0.0001
ZWSK	0.247**	0.215**	0.213**	0.841**	0.117**	0.029	

表 5 MIGRATE 计算 7 个棒花鱼群体中的一个群体到其他群体的迁移率 (M)Tab. 5 Migration rates (M) into each of the 7 *A. rivularis* populations from every other population as estimated by MIGRATE

种群 pop i	每代迁移率参数 θ_i	QY QY $\rightarrow i$	WLK WLK $\rightarrow i$	WD WD $\rightarrow i$	SDZ SDZ $\rightarrow i$	XNH XNH $\rightarrow i$	WXZ WXZ $\rightarrow i$	GXTH GXTH $\rightarrow i$	合计 total $\rightarrow i$
QY	0.0462		15.43	16.47	14.64	15.50	11.00	16.25	89.29
WLK	0.0002	0.09		0.09	0.13	0.10	0.08	0.10	0.50
WD	0.0005	0.20	0.24		0.22	0.22	0.23	0.24	1.36
SDZ	0.0142	6.13	8.15	6.51		4.95	5.86	5.02	36.61
XNH	0.0008	0.41	0.41	0.31	0.37		0.36	0.43	2.29
WXZ	0.0019	0.86	0.84	1.01	0.92	1.15		0.71	5.50
GXTH	0.0007	0.30	0.29	0.32	0.28	0.32	0.29		1.81
合计 total		8.00	25.35	24.71	16.56	22.25	17.82	22.75	

注: QY $\rightarrow i$ 表示 QY 种群与其他群体间的单向迁入率, “ i ” 表示该种群, 下同Notes: QY $\rightarrow i$ means unidirectional migration rate between QY population and other populations, “ i ” means this population, the same below

表6 MIGRATE计算7个鲎条群体中的一个群体到其他群体的迁移率(M)Tab. 6 Migration rates (M) into each of the 7 *H. leucisculus* populations from every other population as estimated by MIGRATE

种群 pop i	每代迁移率参数 θ_i	DHP DHP $\rightarrow i$	HSYC HSYC $\rightarrow i$	JDH JDH $\rightarrow i$	QLH QLH $\rightarrow i$	SDZ SDZ $\rightarrow i$	YCZ YCZ $\rightarrow i$	ZWSK ZWSK $\rightarrow i$	合计 total $\rightarrow i$
DHP	0.0115		3.34	3.04	1.96	3.66	2.97	2.65	17.63
HSYC	0.0106	3.83		5.52	3.44	5.39	4.34	4.78	27.30
JDH	0.0131	4.27	6.80		4.68	4.90	4.53	4.67	29.85
QLH	0.0005	0.25	0.18	0.22		0.25	0.20	0.24	1.34
SDZ	0.0139	6.76	5.59	4.93	5.84		7.58	8.32	39.02
YCZ	0.0014	0.49	0.66	0.60	0.53	0.82		0.81	3.89
ZWSK	0.0024	0.64	1.01	0.80	0.81	1.23	1.43		5.91
合计 total		16.24	17.57	15.11	17.26	16.24	21.04	21.47	

表7 基于 $cytb$ 基因序列AMOVA分析Tab. 7 AMOVA analysis based on $cytb$ sequences

	自由度 df	平方和 sum of squares	变异组分 variance components	变异百分数/% percentage of variation	F_{ST}	P
棒花鱼 <i>A. rivularis</i>						
种群间 among populations	6	232.200	1.979 57	42.81	0.428 06	0.000
种群内 within populations	121	320.035	2.644 92	57.19		
总计 total	127	552.234	4.624 49			
鲎条 <i>H. leucisculus</i>						
种群间 among populations	6	480.786	4.423 87	61.98	0.619 84	0.000
种群内 within populations	117	317.448	2.713 23	38.02		
总计 total	123	798.234	7.137 10			

分析,结果显示棒花鱼和鲎条不同水系间的遗传变异分别为17.31% ($P>0.05$)和1.15% ($P>0.05$),且均不具有显著性。

根据棒花鱼36个单倍型和鲎条44个单倍型分别构建ML系统发育树(图2, 图3)。棒花鱼和鲎条系统发育树均形成3个谱系,结合TCS构建的单倍型网络图(图4, 图5),两种鱼图中并没有明显的以地方群体为单位的家系式分支或者聚簇出现,群体间互相散布交叉现象比较普遍,但鲎条在黄河流域存在特有单倍型。

2.3 种群历史动态和中性检验

根据Fu's F_s 检验和Tajima's D 中性检验(表2),棒花鱼和鲎条各群体均没有出现显著负值。核苷酸错配分布图显示棒花鱼和鲎条各种群的核苷酸不配对分布呈双峰,表明这两种鱼均没有

经历近期历史种群扩张。贝叶斯天际线点图(BSP)结果显示,棒花鱼在距今0.300百万年至0.019百万年群体处于稳定期;鲎条在距今0.429百万年至0.038百万年群体处于稳定增长期。而棒花鱼和鲎条有效种群大小发生急剧下降分别为距今约0.019百万年和0.026百万年(图6, 图7)。

3 讨论

3.1 棒花鱼和鲎条群体遗传多样性比较分析

种群遗传多样性主要由种群内个体基因突变、迁移、杂交、遗传漂变和自然选择等共同作用而决定^[30-31]。Ozerov等^[32]认为种群数量的大小、环境异质性及具有适应种群快速增长的特性,使种群维持较高遗传多样性, Ginson等^[33]认为过度捕捞、栖息环境变化,人工选择等可导

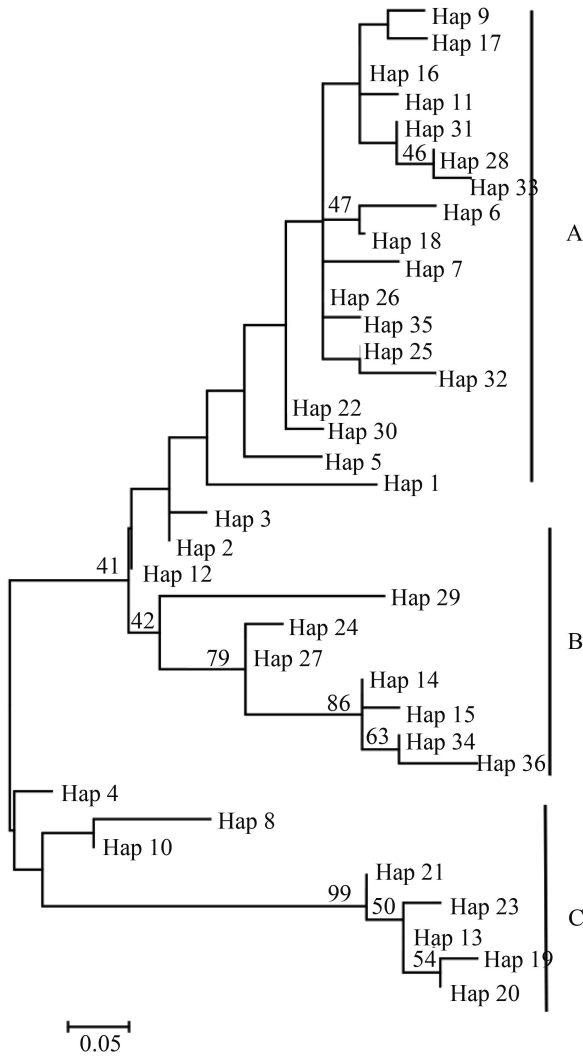


图 2 棒花鱼 7 个种群 *cytb* 单倍型的 ML 分子系统树

注: A, B, C 代表 ML 系统发育树的 3 个不同谱系, 节点处数值为 ML 自展支持率, 下同

Fig. 2 ML molecular phylogenetic tree of *A. rivularis* from *cytb* haplotypes among seven populations

Note: ML tree detected three groups A, B, and C. The numbers at nodes correspond to ML bootstrap probabilities, the same below

致种群遗传多样性降低。

比较棒花鱼和鲮条群体的遗传多样性, 从单倍型数、多态性位点和核苷酸多样性分析, 鲮条群体遗传多样性偏高, 但两种鱼类均处于较低遗传多样性水平, 且没有表现出显著差异 ($P>0.05$)。因此, 根据本研究结果, 实验接受假设 2, 即调查区域内两种鱼类的遗传多样性均处于较低水平。过度捕捞和水环境破坏导致了整个流域鱼类资源的减少, 促进了种群内近交繁殖, 加速了群体遗传漂变, 从而使流域内鱼类

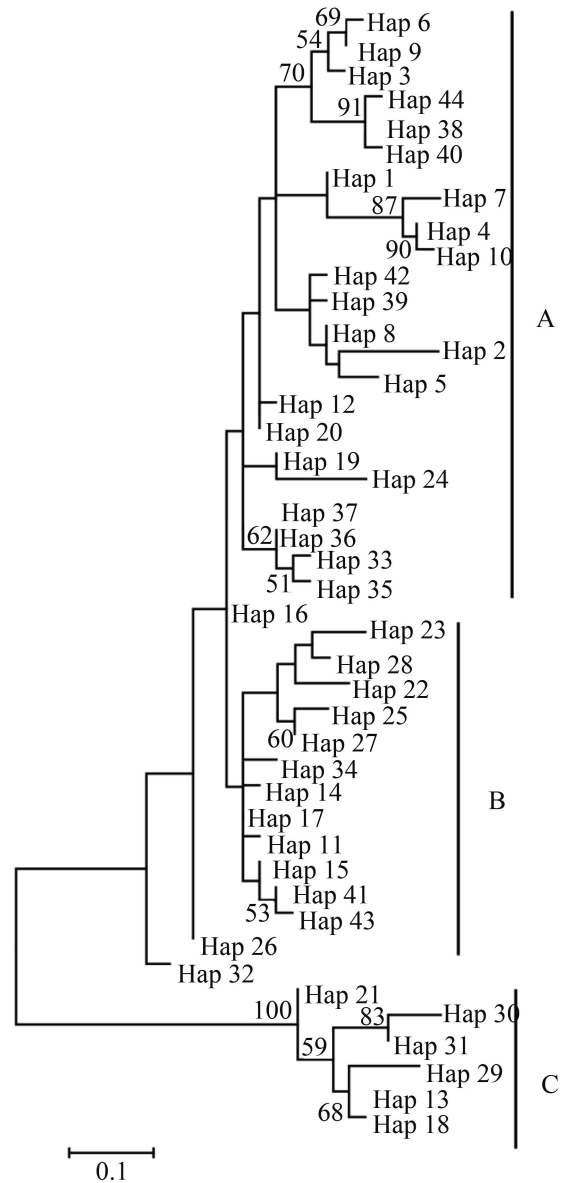


图 3 鲮条 7 个种群 *cytb* 单倍型的 ML 分子系统树

Fig. 3 ML molecular phylogenetic tree of *H. leucisculus* from *cytb* haplotypes among seven populations

遗传多样性普遍降低^[5]。因此, 过度捕捞和水环境污染是导致棒花鱼和鲮条遗传多样性低的主要原因。调查区域内, 人类活动比较频繁, 对鱼类资源需求也在不断增加, 不同捕捞方式对当地鱼类资源造成了极大影响, 河流中常见的野生鱼类不断减少, 有些种类甚至枯竭。在对河南省鱼类资源长期的调查过程中发现很多河流中野生鱼类不到 10 种^[34], 鱼类资源小型化, 种群结构单一化现象非常普遍。在过度捕捞之下, 河流中的鱼类都将受到群体遗传漂变的影响, 等位基因丢失, 导致群体遗传多样性降低。调

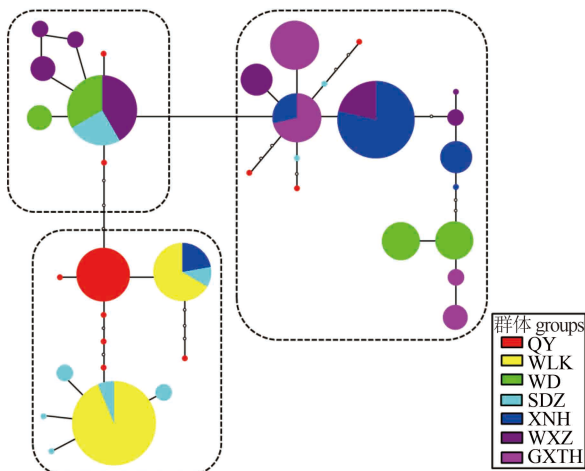


图 4 基于TCS软件构建的棒花鱼群体单倍型网络图

Fig. 4 Network of haplotypes of *A. rivularis* using TCS 1.21

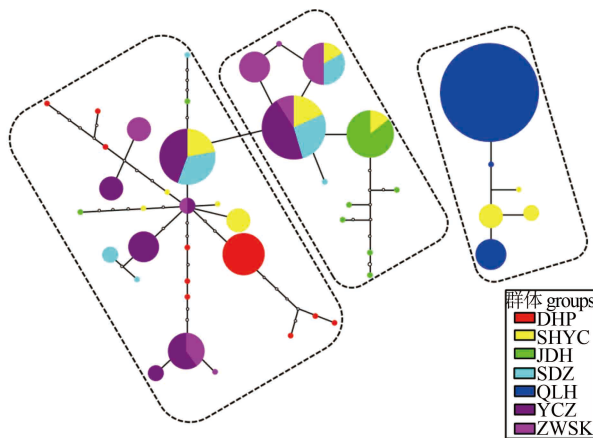


图 5 基于TCS软件构建的鲮条群体单倍型网络图

Fig. 5 Network of haplotypes of *H. leucisculus* using TCS 1.21

查区域内棒花鱼和鲮条不同种群核苷酸多样性值均小于0.01, 明显低于部分鲤科的小型鱼类, 如黑鳍鳈(*Sarcocheilichthys nigripinnis*)($h=0.971$, $\pi=0.0212$)^[35], 唇鲮(*Hemibarbus labeo*)($h=0.954$, $\pi=0.02153$)^[36]; 但略高于一些鲤科经济鱼类, 如怒江裂腹鱼(*Schizothorax nukiangensis*)($h=0.965$, $\pi=0.0024$)^[21], 缺须盆唇鱼(*Placocheilus cryptonemus*)($h=0.826$, $\pi=0.00215$)^[37], 青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)($h=0.79804$, $\pi=0.00159$)^[38], 长鳍吻鲈(*Rhinogobio ventralis*)($h=0.709$, $\pi=0.00143$)^[39]。棒花鱼除了WLK种群, 鲮条除了QLH种群单倍型多样性低于0.5之外, 其他种群单倍型多样性均大于0.5。这两种鱼类大多数种群呈现出较高的

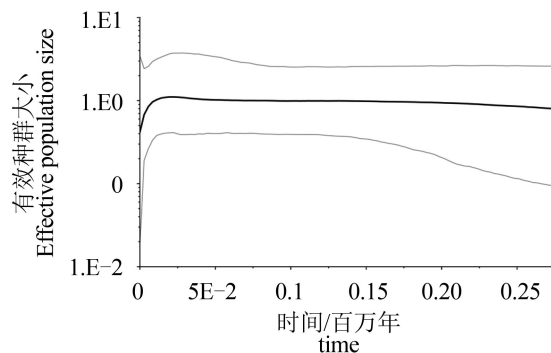


图 6 根据cytb序列每百万年1%突变率生成棒花鱼贝叶斯天际线点图

Fig. 6 BSP (Bayesian Skyline Plots) of *A. rivularis* generated using the *cytb* sequences and applying a fixed mutation rate of 1% sequence divergence per million years

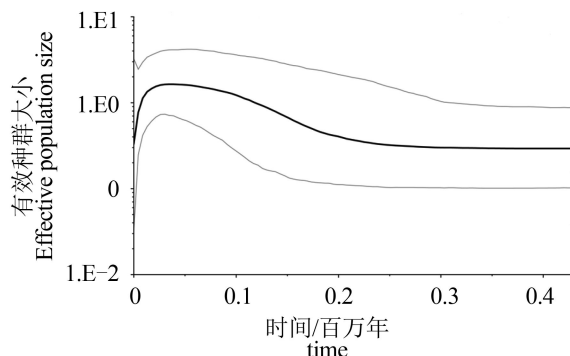


图 7 根据cytb序列每百万年1%突变率生成鲮条贝叶斯天际线点图

Fig. 7 BSP (Bayesian Skyline Plots) of *H. leucisculus* generated using the *cytb* sequences and applying a fixed mutation rate of 1% sequence divergence per million years

单倍型多样性($h>0.50$)和较低的核苷酸多样性($\pi<0.01$)的模式, 说明调查区域内这两种鱼类近期可能经历了瓶颈效应后的小群体急剧扩张^[40], 因此, 调查区域内棒花鱼和鲮条这两种鱼类遗传多样性和群体多态性处于较低水平。中性检验结果均不显著, 表明本研究所选择的标记符合中性进化模型^[41], 因此自然选择压力不是导致本研究中两种鱼类较低遗传多样性的主要因素。与长江流域鲮条遗传多样性($h=0.9789$, $\pi=0.03289$)^[42]相比, 本次调查区域内鲮条遗传多样性明显偏低。这可能与人为干扰、过度捕捞、栖息环境变化等因素有关, 苏丽维^[43]认为人类的过度捕捞是导致生活在河川中、上游的东方墨头鱼(*Garra*

orientalis)遗传多样性水平高于生活在河流中下游的纹唇鱼(*Osteochilus salsburyi*)的主要原因之一。相比长江水系, 黄河水系和卫河水系的水资源相对匮乏, 水环境的稳定性较差, 鱼类资源更容易受到环境变化的影响, 加之过度捕捞, 对维持鱼类遗传多样性不利, 因此, 水环境的稳定性也可能影响了不同流域鱼类的遗传多样性。

调查区域内棒花鱼WLK种群, 鲮条QLH种群表现出最低的单倍型多样性($h < 0.50$)和低的核苷酸多样性($\pi < 0.005$)模式, 说明群体可能经历或正在发生瓶颈效应, 种群数量急剧减少, 导致群体遗传漂变发生, 等位基因减少, 降低群体多态性。种群瓶颈效应发生主要与生态环境剧变、栖息环境变迁以及过度捕捞有关^[44]。五龙口为沁河入河南处, 沁河在豫北重镇济源冲太行峡谷而下, 然后迂回东去, 汇入黄河, 为方便用水, 人们在五龙口修筑过十几条大大小小的水渠。据此推测, 修筑水渠等人类活动导致河流生境的破碎化使棒花鱼栖息环境变化, 造成棒花鱼WLK遗传多样性降低。Miyake等^[45]对暗色鲮鱼(*Rhodeus atremius*)两个亚种的遗传多样性研究表明, 由于河流整治等人为造成生境退化, 种群数量遭受急剧下降, 产生遗传漂变, 降低种群遗传多样性。青龙湖是相对比较封闭的水体, QLH与其他种群相比, 其鱼类资源更易受到过度捕捞的影响, 鲮条属于小型经济鱼类, 肉质鲜美, 喜集群生活, 易捕捞。过度捕捞使鱼类资源在短期内发生锐减, 瓶颈效应使种群易发生遗传漂变, 导致种群遗传多样性降低, 这与Chen等^[21]对怒江裂腹鱼的种群遗传多样性研究结果较一致, 赵明等^[46]在对棘头梅童鱼(*Collichthys lucidus*)研究中也发现类似的现象。因此, 本研究中两种鱼类五龙口和青龙湖种群遗传多样性低主要与人为干扰(生境片段化和过度捕捞)因素有关, 需加强鱼类资源保护。

3.2 棒花鱼和鲮条群体遗传分化的比较分析

比较棒花鱼和鲮条种群间的遗传分化程度, 发现除了鲮条QLH种群与其他种群 F_{ST} 较大外, 鲮条其他种群间的 F_{ST} 相比棒花鱼 F_{ST} 偏低。作为衡量群体间遗传分化程度的重要指标, F_{ST} 值超过0.25时表示遗传分化很大^[47-49]。棒花鱼种群间有61.91%的 $F_{ST} > 0.25$, 鲮条种群间有42.86%的 $F_{ST} > 0.25$ 。因此, 相比鲮条, 棒花鱼种群间存在

更多的遗传分化。一般营底栖生活的鱼类活动能力相比上层生活鱼类移动能力弱, 种群基因交流的机会相对较少, 因此, 群体间遗传分化更显著。陈骁^[50]对同域分布具有不同生活习性的两种鲨鱼种群遗传研究发现, 营底栖生活的条纹斑竹鲨(*Chiloscyllium plagiosum*)群体间表现出显著的遗传分化, 活动能力较强的尖头斜齿鲨(*Scoliodon laticaudus*)群体间未表现出显著的遗传分化。因此, 棒花鱼和鲮条种群间遗传分化差异的形成可能与其生活习性的差异有一定关系。但从 F_{ST} 的显著性判断, 调查区域内同域分布的棒花鱼和鲮条种群间均具明显的遗传分化。因此实验仍然接受假设2的推断, 即由于受到严重的过度捕捞和生境片段化影响, 棒花鱼和鲮条均表现明显的种群分化。

棒花鱼WLK种群除了与SDZ种群的 F_{ST} 值较低外, 与其他种群的值均很大($F_{ST} > 0.50$)。鲮条QLH种群与其他种群间有较大的 F_{ST} 值, 表明鲮条QLH种群与其他种群存在高度分化。贝叶斯法推断种群间的迁移率值大小与种群间的遗传分化程度基本吻合, 棒花鱼WLK种群和鲮条QLH种群均有最低的迁入率和高迁出率, 与其他种群之间的遗传分化参数 F_{ST} 值较大; 相反, 种群有着较高的迁入率, 则有着较低的 F_{ST} 值。因此, 贝叶斯法推断种群间的迁移率值大小基本反映了种群基因流大小, 调查区域内棒花鱼和鲮条种群间表现出中等偏低的基因流, 从而表现为较高的种群分化。AMOVA结果也证实这两种鱼类种群间均存在明显的遗传分化。系统发育树和单倍型网络图反映调查区域内棒花鱼和鲮条均存在3个遗传谱系, 但遗传谱系之间没有形成明显的水系格局和地理分布格局。这种现象在鲤科鱼类中也是比较普遍的, 如黄河裸裂尻鱼(*Schizopygopsis pylzovi*)^[51], 黄尾鲴(*Xenocypris davidi*)^[52], 拉萨裸裂尻鱼(*S. younghusbandi*)^[53]等。鱼类种群遗传谱系分布格局的形成与水系发育历史和地质历史有密切关系, 水系变迁和地形地貌的变化能影响鱼类的迁移和扩散, 从而改变鱼类种群遗传结构和分布格局^[54-56], 并且人类活动导致的河流生境片段化可能加速鱼类自然群体的分化^[57-58]。调查区域内鲮条QLH种群与其他种群分化严重, 并且存在特有单倍型, 这可能与QLH与其他水系较为隔离, 受到过度捕捞有关。棒花鱼WLK种群与其他种群分化, 可能主

要受到人类活动干扰(有着较低的单倍型多样性和核苷酸多样性)等有关。三门峡大坝和小浪底水库的建设,控制了黄河中下游水位,黄河中下游洪水泛滥现象得到有效控制,但同时鱼类种群间的基因交流造成了一定影响,从而加速了鱼类种群间的遗传分化。20世纪50-80年代,河南省修建大量水库,在控制各流域水文情势的同时,水库大坝建设阻碍了河流上下游鱼类种群间基因交流,加之人类对水生生态环境的干扰,使得河流生境片段化日益严重^[58-59]。另外过度捕捞,进一步加速了鱼类种群间遗传分化。但由于水库大坝建设时间相对较短(最早建设于20世纪50年代),20世纪后期过度捕捞等人类活动的影响开始表现突出,这些影响可能没有对鱼类种群遗传结构产生足够影响,因此,虽然种群间存在明显的遗传分化,但没有形成明显的种群遗传结构和谱系分布格局。

3.3 棒花鱼和鲮鱼的群体历史动态比较分析

中性检验结果与核苷酸错配分布图结果表明其种群近期没有发生过明显的群体扩张事件。根据BSP结果,在距今0.300~0.019百万年,棒花鱼种群基本处于稳定状态;而鲮鱼在距今0.342~0.038百万年,种群处于稳定的增长期,之后棒花鱼和鲮鱼群体在距今0.019百万年和0.026百万年种群数量发生急剧下降(图6,图7),并且这种下降趋势仍在继续。鱼类群体历史动态与水系变迁和古气候变化有密切关系^[55, 60]。本研究调查区域为黄河中下游,在距今约1.7百万年,青藏高原运动再次强烈抬升后,黄河现代水系格局出现,但其最终形成是黄河完全切穿三门峡之后,发生在距今约0.15百万年^[61-62]。黄河流域形成早期水资源充足,从距今约0.08百万年上游前古湖开始逐渐退缩;至距今约0.024百万年古地理面貌与现今接近^[63]。因此,棒花鱼在距今约0.019百万年开始出现明显的种群波动可能是受到黄河流域水资源长期衰退导致的结果,鲮鱼在距今约0.026百万年就已经开始出现明显资源衰退,因为鲮鱼为上层鱼类,更容易受到水资源波动的影响,因此相比棒花鱼(底栖生活)种群资源更早出现下降。黄河中下游自更新世中晚期以来,发生了3次大幅度的湖退和3次湖进过程^[64]。水体反复波动可能加速了水生生物种群的分化^[65-66],从本研究结果看出,两种鱼类种

群间明显的遗传分化可能与黄河中下游反复湖退湖进有关。近千年来,黄河下游自河南武陟、荥阳以下,河道时有变迁,史料记载发生了约26次的大改道和千余次的人为决口,留下了多处黄河故道。因此,频繁的人类活动和过度捕捞,可能进一步加速了鱼类的群体分化和鱼类资源的衰退。

参考文献:

- [1] 贺怀亚,王佳,尤平.棒花鱼(鲤形目,鲤科)全线粒体基因组测定与分析[J].动物分类学报,2013,38(4):695-704.
He H Y, Wang J, You P. The complete nucleotide sequence of mitochondrial genome of *Abbottina rivularis* (Cypriniformes, Cyprinidae)[J]. Acta Zootaxonomica Sinica, 2013, 38(4): 695-704(in Chinese).
- [2] Dai Y G, Yang J X. Phylogeny and zoogeography of the cyprinid *Hemicultrine* group (Cyprinidae: Cultrinae)[J]. Zoological Studies, 2003, 42(1): 73-92.
- [3] Kang B, He D M, Perrett L, et al. Fish and fisheries in the Upper Mekong: current assessment of the fish community, threats and conservation[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2009, 19(4): 465-480.
- [4] Fu C Z, Wu J H, Chen J K, et al. Freshwater fish biodiversity in the Yangtze River basin of China: patterns, threats and conservation[J]. Biodiversity and Conservation, 2003, 12(8): 1649-1685.
- [5] González-Astorga J, Núñez-Farfán J. Effect of habitat fragmentation on the genetic structure of the narrow endemic *Brongniartia vazquezii*[J]. Evolutionary Ecology Research, 2001, 3(7): 861-872.
- [6] Zuberogoitia I, Zalewska H, Zabala J, et al. The impact of river fragmentation on the population persistence of native and alien mink: an ecological trap for the endangered European mink[J]. Biodiversity and Conservation, 2013, 22(1): 169-186.
- [7] Liao X L, Wang D, Yu X M, et al. Characterization of novel microsatellite loci in rare minnow (*Gobiocypris rarus*) and amplification in closely related species in Gobioninae[J]. Conservation Genetics, 2007, 8(4): 1003-1007.
- [8] Li D Y, Kang D H, Yin Q Q, et al. Microsatellite DNA marker analysis of genetic diversity in wild common

- carp (*Cyprinus carpio* L.) populations[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2007, 34(11): 984-993.
- [9] Yang J Q, Tang W Q, Sun Y, *et al.* Microsatellite diversity and population genetic structure of *Squalidus argentatus* (Cyprinidae) on the Island of Hainan and mainland China[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2013, 50(4): 7-15.
- [10] 茹辉军, 王海军, 赵伟华, 等. 黄河干流鱼类群落特征及其历史变化[J]. 生物多样性, 2010, 18(2): 169-174.
- Ru H J, Wang H J, Zhao W H, *et al.* Fishes in the mainstream of the Yellow River: assemblage characteristics and historical changes[J]. Biodiversity Science, 2010, 18(2): 169-174(in Chinese).
- [11] Yan Y Z, Chen Y F. Changes in the life history of *Abbottina rivularis* in Lake Fuxian[J]. Journal of Fish Biology, 2007, 70(3): 959-964.
- [12] Hayashi K, Kim E J, Onikura N. Growth and habitat use of the Chinese false gudgeon, *Abbottina rivularis*, in an irrigation channel near the Ushizu River, northern Kyushu Island, Japan[J]. Ichthyological Research, 2013, 60(3): 218-226.
- [13] 曾国权, 吕耀平, 黄佩佩, 等. 餐条、大眼华鳊含肉率和肌肉营养成分分析[J]. 温州大学学报(自然科学版), 2012, 33(5): 1-7.
- Zeng G Q, Lü Y P, Huang P P, *et al.* Analysis of flesh content and nutritional component in the muscle of *Hemiculter leucisculus* Basilewsky and *Sinibrama macrops* Gunther[J]. Journal of Wenzhou University Natural Sciences, 2012, 33(5): 1-7(in Chinese).
- [14] 姜巨峰, 韩现芹, 傅志茹, 等. 棒花鱼肌肉主要营养成分分析[J]. 河北渔业, 2011(10): 1-3, 16.
- Jiang J F, Han X Q, Fu Z R, *et al.* Analysis and evaluation of the nutritional components of *Abbottina rivularis* muscle[J]. Hebei Fisheries, 2011(10): 1-3, 16(in Chinese).
- [15] 李强, 李伟靖, 赵俊. 鲮(*Hemiculter leucisculus*)性腺发育的组织学研究[J]. 广州大学学报(自然科学版), 2009, 8(1): 63-67.
- Li Q, Li W J, Zhao J. Histological studies on the gonadal development of *Hemiculter leucisculus*[J]. Journal of Guangzhou University(Natural Science Edition), 2009, 8(1): 63-67(in Chinese).
- [16] 林植华, 雷焕宗, 陈利丽, 等. 棒花鱼形态特征的两性异形和雌性个体生育力[J]. 四川动物, 2007, 26(4): 910-913.
- Lin Z H, Lei H Z, Chen L L, *et al.* Sexual dimorphism in morphological traits and female individual fecundity of *Abbottina rivularis*[J]. Sichuan Journal of Zoology, 2007, 26(4): 910-913(in Chinese).
- [17] Crandall K A, Posada D, Vasco D. Effective population sizes: missing measures and missing concepts[J]. Animal Conservation, 1999, 2(4): 317-319.
- [18] Amor M D, Norman M D, Cameron H E, *et al.* Allopatric speciation within a cryptic species complex of Australasian octopuses[J]. PLoS One, 2014, 9(6): e98982.
- [19] 刘连为, 许强华, 陈新军. 基于线粒体CO I和Cyt b基因序列的北太平洋柔鱼种群遗传结构研究[J]. 水产学报, 2012, 36(11): 1675-1684.
- Liu L W, Xu Q H, Chen X J. Population genetic structure of *Ommastrephes bartramii* in the North Pacific Ocean based on the CO I and Cyt b gene sequences analysis[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(11): 1675-1684(in Chinese).
- [20] Eiríksson G M, Árnason E. Gene flow across the N-Atlantic and sex-biased dispersal inferred from mtDNA sequence variation in saithe, *Pollachius virens*[J]. Environmental Biology of Fishes, 2015, 98(1): 67-79.
- [21] Chen W T, Du K, He S P. Genetic structure and historical demography of *Schizothorax nukiangensis* (Cyprinidae) in continuous habitat[J]. Ecology and Evolution, 2015, 5(4): 984-995.
- [22] Jeanmougin F, Thompson J D, Gouy M, *et al.* Multiple sequence alignment with ClustalX[J]. Trends in Biochemical Sciences, 1998, 23(10): 403-405.
- [23] Librado P, Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data[J]. Bioinformatics, 2009, 25(11): 1451-1452.
- [24] Tamura K, Peterson D, Peterson N, *et al.* MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods[J]. Molecular Biology and Evolution, 2011, 28(10): 2731-2739.
- [25] Clement M, Posada D, Crandall K P D. TCS: a computer program to estimate gene genealogies[J]. Molecular Ecology, 2000, 9(10): 1657-1659.
- [26] Excoffier L, Laval G, Schneider S. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis[J]. Evolutionary Bioinformatics Online, 2005, 1: 47-50.

- [27] Drummond A J, Suchard M A, Xie D, *et al.* Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2012, 29(8): 1969-1973.
- [28] Rambaut A, Drummond A J. Tracer v1.4[J]. *Encyclopedia of Atmospheric Sciences*, 2007, 141(3567): 2297-2305.
- [29] Beerli P, Felsenstein J. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in *n* subpopulations by using a coalescent approach[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98(8): 4563-4568.
- [30] Harrison R G. Molecular changes at speciation[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1991, 22: 281-308.
- [31] Vellend M, Geber M A. Connections between species diversity and genetic diversity[J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(7): 767-781.
- [32] Ozerov M Y, Veselov A E, Lumme J, *et al.* Temporal variation of genetic composition in *Atlantic salmon* populations from the Western White Sea Basin: influence of anthropogenic factors?[J]. *BMC Genetics*, 2013, 14(1): 88.
- [33] Ginson R, Walter R P, Mandrak N E, *et al.* Hierarchical analysis of genetic structure in the habitat-specialist Eastern Sand Darter (*Ammocrypta pellucida*)[J]. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(3): 695-708.
- [34] 顾钱洪, 周传江, 孟晓林, 等. 卫河水系新乡段鱼类资源现状调查[J]. *河南水产*, 2015(4): 23-26.
Gu Q H, Zhou C J, Meng X L, *et al.* Current status of fishery resources in Xinxiang area of Wei river system[J]. *Journal of Fisheries of Henan*, 2015(4): 23-26(in Chinese).
- [35] 刘思情, 唐琼英, 李小娟, 等. 基于线粒体细胞色素b基因的黑鳍鲈(*Sarcocheilichthys nigripinnis*)生物地理学过程分析[J]. *动物学研究*, 2013, 34(5): 437-445.
Liu S Q, Tang Q Y, Li X J, *et al.* Phylogeographic analyses of *Sarcocheilichthys nigripinnis* (Teleostei: Cyprinidae) based on mitochondrial DNA *Cyt b* gene sequences[J]. *Zoological Research*, 2013, 34(5): 437-445(in Chinese).
- [36] 蓝昭军, 范明君, 黄小林, 等. 基于线粒体 $cytb$ 基因的中国南方唇鲮(*Hemibarbus labeo*)和间鲮(*Hemibarbus medius*)种群分化及亲缘地理研究[J]. *生态学报*, 2016, 36(19): 6091-6102.
Lan Z J, Fan M J, Huang X L, *et al.* Population diversity and phylogeography of *Hemibarbus labeo* and *Hemibarbus medius* in South China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(19): 6091-6102(in Chinese).
- [37] 张东亚, 汪登强, 刘绍平, 等. 怒江濒危鱼类缺须盆唇鱼基于线粒体 $Cyt b$ 序列的群体遗传结构分析[J]. *中国水产科学*, 2009, 16(4): 477-486.
Zhang D Y, Wang D Q, Liu S P, *et al.* Population genetic structure analysis of endangered species *Placocheilus cryptonemus* in the Nujiang River based on *Cyt b* sequences of mtDNA[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2009, 16(4): 477-486(in Chinese).
- [38] 付晓艳. 长江和珠江水系青鱼线粒体细胞色素b基因遗传多样性分析[D]. 广州: 暨南大学, 2011.
Fu X Y. Genetic diversity of mitochondrial cytochromes b in black carp from the Yangtze and the Pearl River[D]. Guangzhou: Ji'nan University, 2011(in Chinese).
- [39] 程晓凤. 长江上游特有鱼长鳍吻鲈(*Rhinogobio ventralis*)遗传结构分析[D]. 重庆: 西南大学, 2013.
Cheng X F. Genetic structure of *Rhinogobio ventralis* endemic to the upper Yangtze River[D]. Chongqing: Southwest University, 2013(in Chinese).
- [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): 415-426.
- [41] 陈星, 沈永义, 张亚平. 线粒体DNA在分子进化研究中的应用[J]. *动物学研究*, 2012, 33(6): 566-573.
Chen X, Shen Y Y, Zhang Y P. Review of mtDNA in molecular evolution studies[J]. *Zoological Research*, 2012, 33(6): 566-573(in Chinese).
- [42] 范启, 何舜平. 长江流域鳌种群遗传多样性和遗传结构分析[J]. *水生生物学报*, 2014, 38(4): 627-635.
Fan Q, He S P. The pattern of upper and middle Yangtze drainages shapes the genetic structure and diversity of *Hemiculter leucisculus* revealed by mitochondrial DNA locus[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2014, 38(4): 627-635(in Chinese).
- [43] 苏丽维. 中国南部两种同域分布的鲤科鱼类比较亲缘地理研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2014.
Su L W. The comparative phylogeography of two co-distributed cyprinid species from Southern China[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2014(in Chinese).
- [44] Nei M, Maruyama T, Chakraborty R. The bottleneck

- effect and genetic variability in populations[J]. *Evolution*, 1975, 29(1): 1-10.
- [45] Miyake T, Nakajima J, Onikura N, *et al.* The genetic status of two subspecies of *Rhodeus atremius*, an endangered bitterling in Japan[J]. *Conservation Genetics*, 2011, 12(2): 383-400.
- [46] 赵明, 宋炜, 马春艳, 等. 基于线粒体CO I基因序列的棘头梅童鱼7个野生群体遗传结构分析[J]. *中国水产科学*, 2015, 22(2): 233-242.
- Zhao M, Song W, Ma C Y, *et al.* Population genetic structure of *Collichthys lucidus* based on the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I sequence[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2015, 22(2): 233-242(in Chinese).
- [47] Whitlock MC. G_{ST}^* and D do not replace F_{ST} [J]. *Molecular Ecology*, 2011, 20(6): 1083-1091.
- [48] Balloux F, Lugon-Moulin N. The estimation of population differentiation with microsatellite markers[J]. *Molecular Ecology*, 2002, 11(2): 155-165.
- [49] 安苗, 周其椿, 曹恒源, 等. 贵州两地理群体鲫的系统发育及遗传分化[J]. *水产学报*, 2016, 40(2): 178-188.
- An M, Zhou Q C, Cao H Y, *et al.* Phylogenetic relationship and genetic differentiation of two geographical populations of *Carassius auratus* in Guizhou Province[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(2): 178-188(in Chinese).
- [50] 陈骁. 中国南部沿海条纹斑竹鲨和尖头斜齿鲨种群遗传学研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2008.
- Chen X. Population genetics research of *Chiloscyllium plagiosum* and *Scoliodon laticaudus* in China's Southern Coast[D]. Xiamen: Xiamen University, 2008(in Chinese).
- [51] 赵凯, 杨公社, 李俊兵, 等. 黄河裸裂尻鱼群体遗传结构和Cyt b序列变异[J]. *水生生物学报*, 2006, 30(2): 129-133.
- Zhao K, Yang G S, Li J B, *et al.* Phylogenetic structure of *Schizopygopsis pylzovi* populations from mitochondrial cytochrome b gene sequence variations[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2006, 30(2): 129-133(in Chinese).
- [52] 张宏, 赵良杰, 胡忠军, 等. 千岛湖和长江黄尾鲴种群的遗传变异研究[J]. *上海海洋大学学报*, 2015, 24(1): 12-19.
- Zhang H, Zhao L J, Hu Z J, *et al.* Genetic variation analysis of *Xenocypris davidi* populations from Qiandao Lake and Yangtze River[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2015, 24(1): 12-19(in Chinese).
- [53] Guo S S, Zhang G R, Guo X Z, *et al.* Genetic diversity and population structure of *Schizopygopsis younghusbandi*, regan in the Yarlung Tsangpo River inferred from mitochondrial DNA sequence analysis[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2014, 57: 141-151.
- [54] Goodier S A M, Cotterill F P D, O'Ryan C, *et al.* Cryptic diversity of African tigerfish (Genus, *Hydrocynus*) reveals palaeogeographic signatures of linked Neogene geotectonic events[J]. *PLoS One*, 2011, 6(12): e28775.
- [55] Gao Y, Wang S Y, Luo J, *et al.* Quaternary palaeoenvironmental oscillations drove the evolution of the Eurasian *Carassius auratus* complex (Cypriniformes, Cyprinidae)[J]. *Journal of Biogeography*, 2012, 39(12): 2264-2278.
- [56] Waters J M, Craw D, Burrige C P, *et al.* Within-river genetic connectivity patterns reflect contrasting geomorphology[J]. *Journal of Biogeography*, 2015, 42(12): 2452-2460.
- [57] Beneteau C L, Mandrak N E, Heath D D. The effects of river barriers and range expansion of the population genetic structure and stability in *Greenside darter* (*Etheostoma blennioides*) populations[J]. *Conservation Genetics*, 2009, 10(2): 477-487.
- [58] Husemann M, Ray J W, King R S, *et al.* Comparative biogeography reveals differences in population genetic structure of five species of stream fishes[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2012, 107(4): 867-885.
- [59] Reid S M, Wilson C C, Mandrak N E, *et al.* Population structure and genetic diversity of black redbhorse (*Moxostoma duquesnei*) in a highly fragmented watershed[J]. *Conservation Genetics*, 2008, 9(3): 531-546.
- [60] Perea S, Doadrio I. Phylogeography, historical demography and habitat suitability modelling of freshwater fishes inhabiting seasonally fluctuating Mediterranean river systems: a case study using the Iberian cyprinid *Squalius valentinus*[J]. *Molecular Ecology*, 2015, 24(14): 3706-3722.
- [61] 李吉均, 方小敏. 青藏高原隆起与环境变化研究[J]. *科学通报*, 1998, 43(15): 1569-1574.
- Li J J, Fang X M. Uplift of the Tibetan Plateau and environmental changes[J]. *Chinese Science Bulletin*,

- 1998, 43(15): 1569-1574(in Chinese).
- [62] 傅建利, 张珂, 马占武, 等. 中更新世晚期以来高阶地发育与中游黄河贯通[J]. 地学前缘, 2013, 20(4): 166-181.
- Fu J L, Zhang K, Ma Z W, *et al.* The terrace (T5 and T4) formation since the late Middle Pleistocene and its implication in the through cutting of the middle reach of Yellow River[J]. *Earth Science Frontiers*, 2013, 20(4): 166-181(in Chinese).
- [63] 何哲峰. 黄河河套段更新世晚期古湖问题的初步研究[D]. 北京: 中国地质科学院, 2009.
- He Z F. A preliminary study on the lacustrine sediment sequence of late pleistocene in Hetao Basin, Inner Mongolia, China[D]. Beijing: Chinese Academy of Geological Sciences, 2009(in Chinese).
- [64] 胡小猛, 傅建利, 李有利, 等. 中更新世中晚期以来汾河流域地貌阶段性发育及成因分析[J]. 地质力学学报, 2002, 8(2): 165-172.
- Hu XM, Fu J L, Li Y L, *et al.* The analysis on the development of alluvial and lake landform in fen river drainage basins[J]. *Journal of Geomechanics*, 2002, 8(2): 165-172(in Chinese).
- [65] Schultheiß R, Wilke T, Jørgensen A, *et al.* The birth of an endemic species flock: demographic history of the *Bellamya* group (Gastropoda, Viviparidae) in Lake Malawi[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2011, 102(1): 130-143.
- [66] Szarowska M, Hofman S, Osikowski A, *et al.* Divergence preceding island formation among Aegean insular populations of the freshwater snail genus *Pseudorientalia* (Caenogastropoda: Truncatelloidea)[J]. *Zoological Science*, 2014, 31(10): 680-686.

Comparison of population genetic structure of two co-distributed cyprinid species

CHENG Qingqing, GU Qianhong*, FANG Dongdong, LI Xuejun,
ZHOU Chuanjiang, MENG Xiaolin, NIE Guoxing

(Engineering Technology Research Center of Henan Province for Aquatic Animal Cultivation, College of Fisheries,
Henan Normal University, Xixiang 453007, China)

Abstract: In order to estimate and compare the genetic diversity and population structure between *Abbottina rivularis* and *Hemiculter leucisculus* in the Yellow River and Weihe River in Henan province, we used *cytb* sequences to estimate population genetic parameters and tested for demographic fluctuations. Our results showed that the population polymorphism of the two species was low. The results from phylogenetic tree, as well as haplotype network structure, showed that *A. rivularis* and *H. leucisculus* had three distinct lineages, however, there was no phylogeographic structure. The gene flow with moderate to low among populations explained that the two species had lower genetic diversity and distinct population differentiation. Then we analyzed the Demographic History of *A. rivularis* and *H. leucisculus*. Bayesian skyline plot revealed that the stock of the two species declined dramatically 0.019 and 0.026 million years ago, respectively. In view of the population polymorphism, population differentiation and demographic history, we concluded that the genetic diversity of *A. rivularis* and *H. leucisculus* was low in this study, and it was necessary to strengthen the protection of their resources.

Key words: *Abbottina rivularis*; *Hemiculter leucisculus*; *cytb* gene; population genetic diversity; Yellow River system; Weihe River system

Corresponding author: GU Qianhong. E-mail: qianhong_g@163.com

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (31601851); Key Technology Research Project of Henan Province (142102110144, 142102110057, 122102110049, 122102310357); Program for Scientific and Technological Innovation Team in University of Henan Province (14IRTSTHN013)