

doi: 10.7541/2021.2020.255

金沙江中下游圆口铜鱼遗传多样性与种群历史动态分析

何勇凤* 朱永久* 龚进玲 朱挺兵 吴兴兵 李学梅 孟子豪 杨德国

(中国水产科学研究院长江水产研究所, 农业农村部淡水生物多样性保护重点实验室, 武汉 430223)

摘要: 以线粒体Cyt *b*和CO I 基因作为分子标记, 对金沙江中下游江段的圆口铜鱼进行遗传多样性和种群历史动态分析。结果显示, 393尾圆口铜鱼样本共检测出91个串联基因序列单倍型, 呈现较高的单倍型多样性(0.936 ± 0.006)和较低的核苷酸多样性(0.00489 ± 0.00009); 基于单倍型构建的分子系统发育树及Median-joining网络关系图表明, 金沙江中下游的圆口铜鱼单倍型不呈现明显的地理分布格局, 但呈现出3个较明显的单倍型谱系分支(Clade 1、Clade 2和Clade 3), 出现Clade 1谱系分支的时间大约在3.66 Ma, 出现Clade 2和Clade 3谱系分支的时间大约在2.93 Ma; 分子方差分析(AMOVA)显示金沙江中下游圆口铜鱼的遗传差异主要来自不同地理群体内(占96.62%)和不同谱系分支间(占81.29%), 不同地理群体间和不同谱系分支内部的遗传差异分别约占3.38%和18.71%; 金沙江中下游不同地理群体间的遗传分化指数(F_{st})为-0.008—0.045, 除屏山群体与其他群体间未达到显著水平外, 其他两两群体间均达到低等显著分化水平($F_{st} < 0.05$, $P < 0.05$), 但3个谱系分支之间呈现极大遗传分化水平($F_{st} > 0.25$, $P < 0.001$); 中性检验、错配分析及BSP(Bayesian Skyline Plot)分析表明, 金沙江中下游圆口铜鱼野生群体在近期发生过种群扩张现象, 扩张时间大约在0.0007—0.0004 Ma。综合分析表明, 青藏高原隆升和全新世小冰川时期冰川的演化在金沙江圆口铜鱼种群历史动态方面发挥了重要影响作用。因此, 为了更好地保护圆口铜鱼野生资源, 作者建议特别关注金沙江中下游圆口铜鱼3个线粒体DNA谱系分支, 并用于有效指导养殖生产。

关键词: 圆口铜鱼; 金沙江; 遗传多样性; 种群历史动态

中图分类号: Q173

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2022)01-0037-11



金沙江是长江上游干流的一段, 起自青海省玉树巴塘河口, 至四川省宜宾岷江口止, 全长约2290 km, 约占长江上游干流河长的2/3, 总落差3333 m, 平均比降1.45‰, 水量丰沛, 集水面积 $36.2 \times 10^4 \text{ km}^2$, 约占长江上游流域面积的36%^[1]。自青海省玉树巴塘河口至云南省丽江石鼓为金沙江上段, 河长约984 km, 平均比降为1.75‰, 从石鼓至四川省攀枝花市为金沙江中段, 河长约546 km, 平均比降为1.48‰, 从攀枝花市至四川宜宾岷江口为金沙江下段, 河长约783 km, 平均比降为0.93‰^[2]。金沙江由青藏高原边缘地区向四川盆地边缘地区进行过渡, 跨越中国地势的第一大阶梯和第二大阶梯, 河流情势多变, 比降大, 生境异质性强, 孕育了丰富的鱼类资源, 据调查统计金沙江流域共分布有鱼类200种^[2]。金沙

江水能资源非常丰富, 理论蕴藏量占长江总量的45.25%, 是国家规划的13个重要能源基地之一, 在我国能源资源建设中具有重要的战略地位。金沙江上游江段规划有7个梯级水电站, 从上而下依次是岗托、波罗、叶巴滩、拉哇、巴塘、苏洼龙和昌波水电站, 其中苏洼龙水电站已建成蓄水, 叶巴滩水电站正在修建中, 其余电站均尚未开工建设; 金沙江中游江段规划有10个梯级水电站, 从上而下依次是龙盘、两家人、梨园、阿海、金安桥、龙开口、鲁地拉、观音岩、金沙和银江水电站, 其中梨园、阿海、金安桥、龙开口、鲁地拉和观音岩等6个水电站已建成蓄水发电, 金沙水电站已实现三期截流, 银江水电站正在修建中, 龙盘和两家人2个水电站尚未开工建设; 金沙江下游江段规划有

收稿日期: 2020-11-26; 修订日期: 2021-04-11

基金项目: 农业财政专项“长江渔业资源与环境调查”(CJDC-2017-01); 中国长江三峡集团公司项目(202003033)资助 [Supported by the Ministry of Agriculture and Rural Affairs of China (CJDC-2017-01); China Three Gorges Corporation (202003033)]

作者简介: 何勇凤(1983—), 女, 博士; 研究方向为鱼类生态学。E-mail: heyf@yfi.ac.cn 朱永久(1966—), 男, 硕士; 研究方向为水产养殖。E-mail: zhuyj@yfi.ac.cn *共同第一作者

通信作者: 杨德国, E-mail: yangdg@yfi.ac.cn

4个梯级水电站,从上而下依次是乌东德、白鹤滩、溪洛渡和向家坝水电站,其中乌东德、溪洛渡和向家坝水电站已建成蓄水发电,白鹤滩水电站正在修建中。金沙江大规模的水电建设显著影响了水生生态环境,大坝阻隔使原本急流险滩的河流环境变成了静水缓流的河道型水库环境,水文条件发生巨大改变,这无疑都使原有的鱼类区系及分布格局发生明显改变,尤其对适合急流生活、产漂流性卵的鱼类如圆口铜鱼[*Coreius guichenoti* (Sauvage et Dabry)]等产生巨大影响。

圆口铜鱼隶属于鲤形目(Cypriniformes)、鲤科(Cyprinidae)、鲃亚科(Gobioninae)、铜鱼属(*Coreius*),主要分布于长江上游干流及雅砻江、乌江等大型支流中,是典型的河道洄游性鱼类和产漂流性卵鱼类,也是长江上游特有鱼类和重要的经济鱼类^[3-5],其产卵场仅发现于金沙江中下游以及雅砻江干流下游^[6-8]。但近些年来,由于长期的过度捕捞、无节制的资源掠夺和长江上游梯级水电开发的逐步实施,圆口铜鱼完成生活史的通道因筑坝截流而被阻,其产卵场环境遭受毁灭性破坏,其种群资源已呈现明显的下降趋势^[9-11],其物种生存与延续面临巨大的威胁,2007年已被列入农业部《国家重点保护经济水生动植物资源名录(第一批)》中,2015年更是被环境保护部和中国科学院联合发布的《中国生物多样性红色名录——脊椎动物卷》评估为极度濒危物种。目前关于圆口铜鱼的研究主要涉及生物学、资源量、栖息地、驯养繁殖与性腺发育、营养与疾病防治、应激、能量代谢、亲子鉴定和遗传多样性等方面^[7,12-26],其中关于圆口铜鱼遗传多样性的研究,内容包括微卫星标记筛选、部分江段(如雅砻江金河江段、金沙江观音岩江段、攀枝花江段、巧家江段、永善江段、屏山江段、宜宾江段、长江上游重庆江段、三峡库区江段和长江中游宜昌江段)群体的遗传多样性评估等^[20-26]。然而,针对金沙江中游江段的圆口铜鱼群体尚未有任何研究报道。

因此,在金沙江中下游已修建十二级水电工程的背景下,本研究以圆口铜鱼野生样本为实验材料,重点针对金沙江中下游江段尚有分布的4个群体进行线粒体Cyt *b*基因和CO I基因测序,分析圆口铜鱼金沙江中下游不同地理群体的遗传多样性、群体分化以及种群历史动态等,以期金沙江圆口铜鱼的种群遗传管理和资源保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

于2017—2019年对金沙江中下游干流江段圆

口铜鱼的分布进行野外调查,共采集到393尾样本,其中金安桥群体153尾、龙开口群体124尾、巧家群体101尾和屏山群体15尾。样本经现场测量全长、体长和体重等基础生物学信息后(表1),剪取鳍条,采用无水乙醇进行固定保存。样本分布图见图1。

表1 金沙江中下游圆口铜鱼样本采集信息

Tab. 1 Sampling information of *Coreius guichenoti* in the middle and lower reaches of the Jinsha River

地点 Locations	编号 Code	经纬度 Coordinates	样本大小 Sample size	平均体长 Mean standard length (mm)	平均体重 Mean weight (g)
金安桥	JAQ	N 26.7025 E 100.3999	153	229.32± 2.11	188.10± 5.75
龙开口	LKK	N 26.4928 E 100.4137	124	229.48± 3.71	209.59± 8.63
巧家	QJ	N 27.2890 E 102.8892	101	258.43± 4.48	349.61± 20.20
屏山	PS	N 28.3215 E 103.8789	15	213.73± 13.03	165.71± 25.56

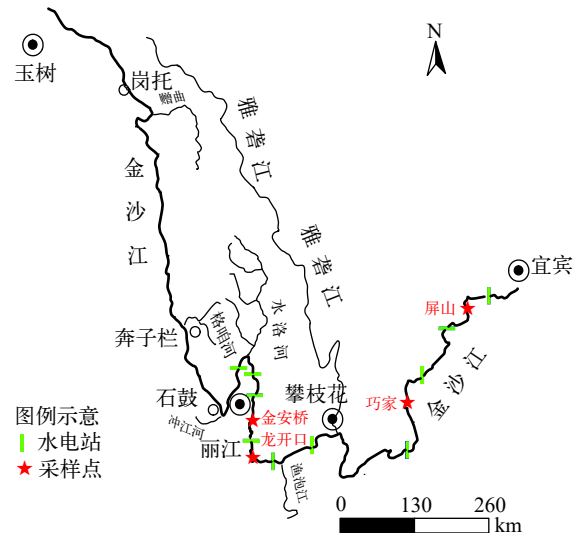


图1 金沙江中下游圆口铜鱼样本采集地点

Fig. 1 Map of sample locations for *Coreius guichenoti* in the middle and lower reaches of the Jinsha River

1.2 基因组DNA提取、PCR扩增及测序

采用Omega Bio-Tek公司的Tissue DNA Kit (D3396)试剂盒提取圆口铜鱼样本基因组DNA,采用2%琼脂糖凝胶电泳检测其浓度和完整性,于-20℃保存。Cyt*b*基因扩增和测序引物为L14724 (5'-gACTTgAAAAACCACCgTTg-3')和H15915 (5'-CTCCgATCTCCggATTACAAGAC-3')^[27], CO I 基因扩增和测序引物为CO I -F (5'-TCAACCAACCA CAAgACATTggCAC-3')和CO I -R (5'-TAgAC TTCTgggTggCCAAAgAATCA-3')^[28]。PCR反应总体积为30 μL,反应体系包括: 2×PowerTaqPCR Mas-

terMix 15 μL , 基因组DNA 1 μL , 引物各1 μL (10 mmol/L), 灭菌ddH₂O 12 μL 。PCR反应条件为: 95℃预变性5min; 95℃变性30s, 58℃退火30s, 72℃延伸1min, 共35个循环; 最后72℃延伸5min。PCR产物采用1%琼脂糖凝胶拍照检测目的片段, 成功后将PCR产物送武汉天一辉远有限公司完成纯化、测序与拼接。

1.3 数据分析

测序所得序列使用DNASTAR软件包中的SeqMan编辑首尾两端噪音序列至同样长度。同时, 为了获得更多的变异信息, 合并了两个线粒体基因Cyt *b*和CO I的串联序列用于后续分析。采用MEGA 6.0^[29]进行序列比对和校正, 统计碱基组成, 并采用Kimura双参数模型进行谱系分支内部与分支之间遗传距离的计算。采用DnaSP v6软件计算群体变异位点(Variable sites)、单一突变位点(Singleton variable sites)、简约信息位点(Parsimony-informative sites)、单倍型多样性(Haplotype diversity)和核苷酸多样性(Nucleotide diversity)等^[30]。

利用PopART软件(<http://popart.otago.ac.nz>)以中接法(Median-joining)构建单倍型网络关系图^[31], 分析单倍型之间的进化关系。采用PhyloSuite软件^[32]中最大似然法(Maximum likelihood, ML)和贝叶斯法(Bayesian inferences, BI)构建圆口铜鱼分子系统发育树, 其中ML法建树时运行10000次bootstrap, BI法建树时运行200万次。

使用Arlequin 3.5软件^[33]中的分子方差分析(Analysis of Molecular Variance, AMOVA)估算群体遗传距离和遗传变异的分布, 计算群体遗传分化指数 F_{st} 。同时, 采用贝叶斯聚类分析(Bayesian Analysis of Population Structure)BAPS 6.0软件^[34]中“Clustering with linked loci”对圆口铜鱼393个个体的线粒体串联基因序列进行聚类分析, 设置潜在种群 K 值为2—10的整数值, 并且分别重复计算10次, 迭代次数1000次, 确定聚类关系。

使用Arlequin3.5软件计算错配分布(mismatch distribution)^[35]、Tajima's D ^[36]和Fu's F_s 值^[37]来检验群体历史上是否经历扩张, 通过偏差平方和(Sum of Squared deviation, SSD)和粗糙指数(Harpending's Raggedness index, H_{ri})来检测核苷酸不配对分布与种群扩张模型下期望分布之间的拟合优度。采用BEAST v1.10.4软件^[38]对串联基因序列进行种群历史动态的Bayesian skyline plot(BSP)分析, 利用Tracer v1.7.1软件进行构图^[39], 最佳碱基替换模型为HKY+I+G模型, 分子钟模型采用strict clock, 鱼类线粒体DNA基因序列的突变率采用1%/百万年^[40,41], 估算圆口铜鱼不同谱系分支的分化时间。

2 结果

2.1 基因序列变异分析

本研究共获得393尾圆口铜鱼的线粒体Cyt *b*基因(GenBank登录号: MW045220—MW045310)和CO I 基因序列(GenBank登录号: MW094040—MW094130)。在序列两端截齐后, 共获得: (1)1140 bp的Cyt*b*序列, 变异位点56个, 其中单一突变位点19个, 简约信息位点37个, 平均碱基组成: A=29.3%、T=29.7%、C=27.0%、G=14.0%, A+T的含量(59.0%)高于G+C的含量(41.0%), 平均转换/颠换值为9.44, 界定了60个单倍型; (2)680 bp的CO I 序列, 变异位点20个, 其中单一突变位点5个, 简约信息位点15个, 平均碱基组成: A=26.1%、T=29.9%、C=25.8%、G=18.1%, A+T的含量(56.0%)高于G+C的含量(43.9%), 平均转换/颠换值为4.81, 界定了27个单倍型; (3)两个基因序列中碱基G的含量均最低, 尤其在密码子第三位的含量最低, 碱基组成表现出了明显的AT偏好和反G偏倚, 符合脊椎动物线粒体DNA基因的共同特性; (4)串联后的线粒体基因序列, 界定了91个单倍型。

2.2 单倍型多样性和核苷酸多样性

基于2个基因的串联序列(表2), 估算金沙江中下游野生圆口铜鱼的单倍型数目介于6—55, 单倍型多态性介于0.838 (± 0.061)—0.960 (± 0.005), 核苷酸多态性介于0.00426 (± 0.00023)—0.00519 (± 0.00009)。从不同地理群体来看, 金安桥群体的单倍型数目、单倍型多样性和核苷酸多样性均是最高, 屏山群体的单倍型多样性和巧家群体的核苷酸多样性均是最低的。

从单倍型分布来看, 全部群体的共享单倍型为4个, 如单倍型Hap4、Hap5、Hap12和Hap40, 而其中2—3个群体的共享单倍型数目为21个。从独有单倍型来看, 4个野生群体均分布有独有单倍型, 如金安桥群体和龙开口群体分布的独有单倍型数目分别为32个和17个, 巧家群体分布有16个独有单倍型, 屏山群体仅分布有1个独有单倍型(表2)。

2.3 系统发育关系

以铜鱼(*Coreius heterodon*, GenBank登录号: NC_020042.1)为外类群, 应用最大似然法(ML)和贝叶斯法(BI)构建圆口铜鱼91个线粒体Cyt *b*和CO I 串联基因序列单倍型之间的系统发育树。结果显示, 2种方法分析得到的系统发育树拓扑结构基本一致, 所有单倍型聚为一个单系, 但在系统树上并不按照地理分布聚类, 存在多歧分支(图2)。串联基因序列单倍型进化网络关系图显示, 圆口铜

鱼线粒体DNA单倍型的网络进化关系呈星状分布, Hap12属于较原始单倍型和进化中心, 不存在显著的地理分布格局, 但呈现出3个较明显的单倍型谱系分支(Clade 1、Clade 2和Clade 3; 图3), 每个谱系分支均涉及4个不同地理群体, 系统发育树上也得到相应的支持。Clade 1包括36个单倍型172个个体(占有所有样本的43.7%), 其中金安桥JAQ群体、龙开口LKK群体、巧家QJ群体和屏山PS群体分别占该分支所有个体的比例为29.1%、40.1%、27.3%和3.5%; Clade 2包括27个单倍型106个个体(占有所有样本的27.0%), 其中金安桥JAQ群体、龙开口LKK群体、巧家QJ群体和屏山PS群体分别占该分支所有个体的比例为41.5%、23.6%、32.1%和2.8%; Clade 3包括28个单倍型115个个体(占有所有样本的29.3%), 其中金安桥JAQ群体、龙开口LKK群体、巧家QJ群体和屏山PS群体分别占该分支所有个体的比例为51.3%、26.1%、17.4%和5.2%。其中分支Clade 1、Clade 2和Clade 3的内部遗传距离均为0.002, 分支Clade 1与Clade 2、Clade 3之间的遗传距离分别为0.006和0.009, Clade 2和Clade 3之间的遗传距离为0.008。经估算, 出现Clade 1谱系分支的时间大约在3.66 Ma, 出现Clade 2和Clade 3谱系分支的时间大约在2.93 Ma。

2.4 群体遗传结构

基于串联基因序列, BAPS分析结果显示圆口铜鱼所有个体聚为3支更为合适(图4), 此时log(marginal likelihood, ML)值为-2213.8949。

AMOVA分析结果显示, 在不分组的情况下圆口铜鱼线粒体DNA的遗传变异主要来自地理群体内的遗传变异(占96.62%), 地理群体间的遗传变异较小, 仅占3.38%; 在分成3个单倍型谱系分支的组别情况下, 圆口铜鱼线粒体DNA的遗传变异主要来自谱系分支之间(占81.29%), 谱系分支内部的遗传

变异仅为18.71%(表3)。圆口铜鱼不同地理群体两两之间的遗传分化指数(F_{st})范围为-0.008—0.045(表4), 所有群体间 F_{st} 值均小于0.05, 而且除屏山群体与其他群体间 F_{st} 值未达到显著水平外, 其余两两群体间 F_{st} 值均达到显著水平($P<0.05$)。针对3个不同谱系分支, 两两之间的 F_{st} 值均大于0.25, 其中谱系Clade 1与Clade 2、Clade 1与Clade 3、Clade 2与Clade 3之间的 F_{st} 值分别为0.759、0.847和0.805, 均达到显著水平($P<0.001$)。

2.5 种群历史动态分析

核苷酸错配分析发现, 所有地理群体均呈现多峰分布(表5)。除圆口铜鱼屏山群体外, SSD 和 H_{ri} 检验结果显示其他地理群体均未显著偏离群体扩张模型($P>0.05$)。中性检验结果显示, 所有地理群体的Tajima's D 值均未达到显著水平($P>0.05$); Fu's F_s 检验结果显示, 圆口铜鱼混合群体和金安桥群体均呈现显著负值($P<0.02$), 龙开口群体和巧家群体均呈现不显著负值($P>0.02$)。

BSP分析了有效种群大小随溯祖时间的动态变化曲线, 结果显示除屏山群体未检测到明显的种群扩张现象外, 其他群体均在0.0004—0.0007 Ma期间存在扩张现象(图5)。

3 讨论

3.1 金沙江中下游圆口铜鱼的遗传多样性和种群分化

单倍型多样性和核苷酸多样性是衡量一个物种群体DNA变异程度的重要指标, 也是评价种群遗传多样性的重要指标。在本研究中, 金沙江中下游江段圆口铜鱼的单倍型多样性和核苷酸多样性分别为0.936和0.00489, 不同地理群体之间差异不明显, 这2个多样性指标分别处于 ≥ 0.5 、 $< 0.5\%$ 的水平^[42], 即高单倍型多样性和低核苷酸多样性水平,

表2 金沙江中下游圆口铜鱼不同群体的遗传多样性信息

Tab. 2 Genetic diversity of *Coreius guichenoti* at different locations of the middle and lower reaches of the Jinsha River based on the concatenated sequences of gene Cyt b and CO I

地点 Location	单倍型数 Number of haplotypes	单倍型分布 Haplotype	单倍型多样性 Haplotype diversity	核苷酸多样性 Nucleotide diversity
金安桥JAQ	55	Hap1-Hap55	0.960 (± 0.005)	0.00519 (± 0.00009)
龙开口LKK	39	Hap4, Hap5, Hap8, Hap10, Hap12, Hap14, Hap15, Hap17, Hap18, Hap22, Hap28, Hap30, Hap40, Hap42, Hap43, Hap46, Hap48, Hap51-Hap53, Hap56-Hap74	0.928 (± 0.013)	0.00458 (± 0.00023)
巧家QJ	34	Hap1, Hap4, Hap5, Hap12-Hap15, Hap18, Hap28, Hap30, Hap40, Hap42, Hap43, Hap46, Hap51, Hap52, Hap61, Hap65, Hap75-Hap90	0.880 (± 0.025)	0.00426 (± 0.00023)
屏山PS	6	Hap4, Hap5, Hap12, Hap40, Hap55, Hap91	0.838 (± 0.061)	0.00469 (± 0.00037)
合计Total	91	Hap1-Hap91	0.936 (± 0.006)	0.00489 (± 0.00009)

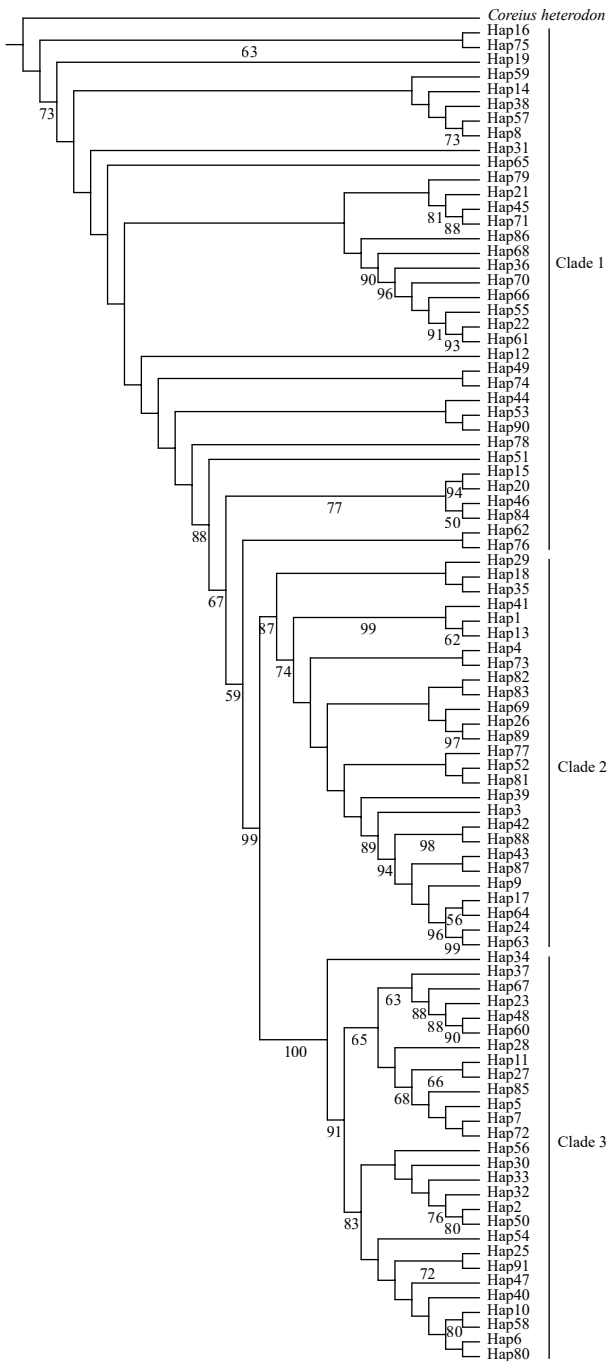


图2 基于串联基因序列的圆口铜鱼单倍型间的ML系统发育树
Fig. 2 Maximum likelihood (ML) phylogenetic tree of *Coreius guichenoti* based on concatenated haplotype sequences of gene Cyt b and CO I

表明金沙江中下游江段圆口铜鱼历史上可能受瓶颈效应影响后种群数量发生了迅速扩张。与袁希平等^[22]针对长江干流川江段圆口铜鱼开展了线粒体控制区序列研究结果相比,在本研究中金沙江中下游江段圆口铜鱼单倍型多样性处于与长江干流川江段相似水平,而核苷酸多样性则比宜宾江段(0.0083)要低,与其他江段相比则处于相似水平;与

Cheng等^[25]金沙江屏山江段圆口铜鱼CO I 基因序列研究结果相比,本研究中圆口铜鱼屏山群体的单倍型多样性和核苷酸多样性都要高。与同属的铜鱼(*Coreius heterodon*)^[22]相比,本研究中金沙江中下游江段圆口铜鱼核苷酸多样性和单倍型多样性稍高;与同亚科的鱼类相比,圆口铜鱼的单倍型多样性与蛇鮈(*Saurogobio dabryi*)类似,比银鮈(*Squalidus argentatus*)、花鲢(*Hemibarbus maculatus*)和棒花鱼(*Abbottina rivularis*)要高,圆口铜鱼的核苷酸多样性与银鮈类似,比蛇鮈和花鲢要低,比棒花鱼要高得多^[43];而与同为鲤科非同一个亚科的鱼类相比,圆口铜鱼与赤水河半鲮(*Hemiculterella savagei*)^[44]的核苷酸多样性和单倍型多样性水平相似,比嘉陵裸裂尻鱼(*Schizopygopsis kialingensis*)^[45]的核苷酸多样性稍低,单倍型多样性则稍高。总体而言,金沙江中下游的圆口铜鱼处于高单倍型多样性和低核苷酸多样性的模式。

Balloux和Lugon-Moulin认为当 F_{st} 值在 0—0.05 时,表示低等水平的遗传分化;当在 0.05—0.15 时,表示中等水平的遗传分化;当在 0.15—0.25 时,表示高度的遗传分化;当大于 0.25 时,表示极大的遗传分化^[46]。本研究中金沙江中下游圆口铜鱼不同地理群体间的遗传分化指数均小于 0.05,处于低等分化水平。这表明,金沙江中下游水域的圆口铜鱼尚未出现明显的地理分布格局,这可能与圆口铜鱼产漂流性卵等生活史特征有关,尽管目前金沙江中下游已被梯级水电站的大坝阻隔形成多个小生境,但由于阻隔年限尚短,尚不足以引起圆口铜鱼不同地理群体的遗传分化。金沙江中下游水域的圆口铜鱼虽未出现明显的地理分布格局,但不同地理群体内部均分布有自己独有的单倍型,如基于串联基因序列分析时,金安桥群体、龙开口群体、巧家群体和屏山群体的独有单倍型数占各自群体内总单倍型数的比例分别为 58.2%、43.6%、47.1% 和 16.7%。因此,需要注意的是,目前圆口铜鱼金沙江中下游不同地理群体间的遗传分化低并不意味着分化程度可以被忽视,由于大坝阻隔带来的长期效应在进化史上将会对金沙江中下游圆口铜鱼造成巨大的影响,必须时刻关注。

另一方面,从BAPS分析、分子系统发育树和单倍型网络关系图等均可以看出,金沙江中下游江段圆口铜鱼呈现出 3 个明显的线粒体DNA单倍型谱系分支,这也得到了AMOVA和 F_{st} 分析结果的支持。而且不管样本量的多少,各个不同地理群体内部均同时存在 3 个谱系分支,只是各分支在不同群体内部所占比例稍有差异。其中,金安桥群体中 3 个

谱系分支所占比例相差不多, Clade 1、Clade 2和 Clade 3分别占32.7%、28.7%和38.6%; 龙开口群体和屏山群体中均是谱系分支Clade 1和Clade 3占大多数, 分别占79.8%和80%; 而巧家群体则是谱系分支Clade 1和Clade 2占大多数, 为80.2%。总的来说, 在圆口铜鱼进化过程中, Clade 1为较原始谱系, 由Clade 1逐渐衍射出两个谱系分支Clade 2和Clade 3, 且3个谱系分支之间已呈现极大的遗传分化水平。

事实上, 关于圆口铜鱼野生群体的遗传多样性和遗传分化水平已开展诸多研究, 但大部分研究均基于微卫星标记开展^[20, 21, 23, 24, 26], 仅有袁希平等^[22]针对长江干流川江段圆口铜鱼开展了线粒体控制

区序列和微卫星标记双重分析, 以及Cheng等^[25]针对金沙江屏山江段圆口铜鱼开展了 $CO I$ 基因序列分析。这些研究涉及的样本来源江段主要包括金沙江观音岩江段、攀枝花江段、巧家江段、永善江段和屏山江段、长江干流川江段、长江中游宜昌江段、雅砻江金河江段等, 均不涉及本研究中的金安桥群体和龙开口群体。这些研究结果显示出不同江段圆口铜鱼野生群体的遗传多样性水平较高, 但均未出现明显的地理种群分化, 这也和本研究的结果是基本一致的。

3.2 金沙江中下游圆口铜鱼的种群历史动态

在种群历史动态分析中涉及诸多方法, 如

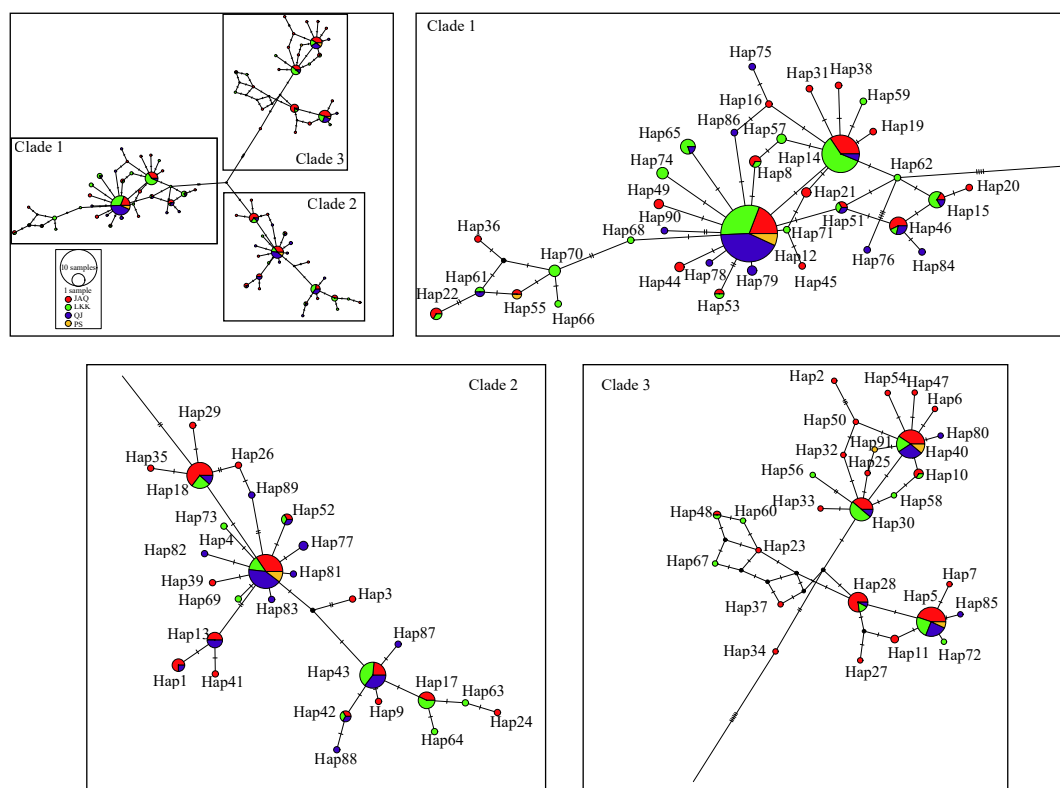


图3 基于串联基因序列的圆口铜鱼单倍型进化网络关系图

Fig. 3 The haplotype network of *Coreius guichenoti* based on the concatenated haplotype sequences of gene *Cyt b* and *CO I*

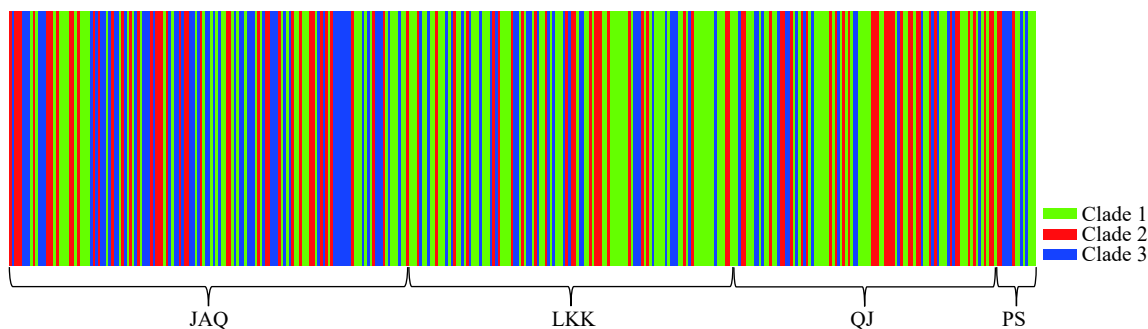


图4 基于联合基因Cyt b和 $CO I$ 序列的圆口铜鱼BAPS聚类分析结果图

Fig. 4 Bayesian analysis of population structure of *Coreius guichenoti* based on clustering with linked loci for both *Cyt b* and *CO I* gene. Each color represents a separate genetic cluster, and each bar represents an individual

表3 金沙江中下游圆口铜鱼的分子方差分析

Tab. 3 Analysis of molecular variance analysis among locations of *Coreius guichenoti* from the middle and lower reaches of the Jinsha River based on the concatenated sequences of gene Cyt *b* and CO I

分组 Group	变异来源 Source of variation	自由度 <i>df</i>	平方和 Sum of squares	变异组分 Variance components	变异百分数 Percentage of variation (%)
One group	群体间	3	53.161	0.15038	3.38
	群体内	389	1671.687	4.29740	96.62
	总计	392	1724.848	4.44777	
Three groups based on lineages	谱系间	2	1303.088	5.09135	81.29
	谱系内	390	457.070	1.17197	18.71
	总计	392	1760.158	6.26333	

表4 基于串联序列金沙江中下游圆口铜鱼不同地理群体的遗传分化系数 (F_{st})

Tab. 4 Pairwise F_{st} values among different locations of *Coreius guichenoti* from the middle and lower reaches of the Jinsha River based on the concatenated sequences of gene Cyt *b* and CO I genes

地点 Location	JAQ	LKK	QJ	PS
JAQ		0.000	0.000	0.475
LKK	0.041		0.042	0.139
QJ	0.045	0.016		0.189
PS	-0.008	0.029	0.020	

注: 上三角是 P 值, 下三角是 F_{st} 值

Note: The results above diagonal are significant level P values, while those below diagonals are F_{st} values

表5 金沙江中下游圆口铜鱼不同地理群体的中性检验和错配分析

Tab. 5 Neutrality tests and mismatch distribution values for all locations of *Coreius guichenoti* from the middle and lower reaches of the Jinsha River based on the concatenated sequences of gene Cyt *b* and CO I genes

地点 Location	Tajima's D (P -value)	Fu's F_s (P -value)	SSD (P -value)	Hri (P -value)
JAQ	-0.367 (0.413)	-18.995 (0.002)	0.011 (0.311)	0.012 (0.278)
LKK	0.133 (0.621)	-8.811 (0.047)	0.023 (0.513)	0.017 (0.611)
QJ	-0.294 (0.446)	-7.060 (0.063)	0.025 (0.660)	0.023 (0.469)
PS	1.321 (0.940)	3.744 (0.938)	0.077 (0.011)	0.194 (0.012)
合计Total	-0.716 (0.272)	-24.047 (0.001)	0.024 (0.666)	0.014 (0.541)

Tajima's D 值和Fu's F_s 值等中性检验方法、核苷酸错配分布情况、 SSD 和 Hri 检验、BSP图等。在一般情况下, 核苷酸错配分布呈现光滑单峰, 且 SSD 和 Hri 检验未显著偏离种群扩张模型, Tajima's D 值和

Fu's F_s 值呈显著负值时, 被认为种群在历史上有扩张迹象^[35-37, 47, 48]。尽管从不同地理群体来看, 在本研究中种群历史动态分析各方法的结果稍有差异。但总体来说, 除屏山群体外, 圆口铜鱼金沙江中下游金安桥群体、龙开口群体、巧家群体和混合群体在近期均可能发生过扩张迹象。因此, 圆口铜鱼金沙江中下游群体在近期是可能发生过种群扩张的。

研究表明, 冰川演化在金沙江河谷形成中发挥了重要作用, 其中经历了最重要的4次冰期分别为中更新世早期的玉龙冰期(0.7—0.6 Ma)、中更新世中期的干海子冰期(0.53—0.45 Ma)、中更新世晚期的丽江冰期(0.31—0.13 Ma)和晚更新世中晚期的大理冰期(0.12—0.01 Ma)^[49], 还经历了全新世的现代小冰川时期(0.01—0 Ma)^[50]。通过估算获得圆口铜鱼不同群体发生扩张的时间约在0.0004—0.0007 Ma左右, 即14—17世纪左右, 处于全新世的现代小冰川时期, 是距今最近一次冰川频繁波动的时期^[50]。圆口铜鱼3个不同线粒体DNA谱系分支的分化时间大约在3.66—2.93 Ma, 处于青藏高原隆起, 鹤庆等盆地下陷时期。晚更新世以来, 受气候冷暖变化和冰川作用等影响, 金沙江河谷发育经历了“下切-滑坡-堰塞-堆积-下切”等复杂过程, 冰川退缩, 河流逐渐发育成不同阶地^[51], 从而对河流中的生物种群的进化产生影响。因此, 结合本研究圆口铜鱼金沙江中下游群体发生扩张的估算时间等信息, 说明全新世小冰川时期冰川的演化和青藏高原隆升在金沙江圆口铜鱼种群历史动态方面发挥了重要影响作用。

3.3 金沙江圆口铜鱼的保护

鱼类种群遗传结构和谱系系统地理格局的研究可为物种保护和管理措施的制定提供科学依据。本研究结果表明, 金沙江中下游圆口铜鱼的单倍型多样性水平总体较为丰富, 但核苷酸多样性水平较低。近些年来, 由于受人类活动的影响, 圆口铜鱼的野生资源量衰退严重, 而且随着金沙江中下游梯级水利工程的修建完成, 其栖息地被片段化, 栖息环境被破坏, 洄游通道被阻断, 其受威胁程度将会持续加剧。目前, 已有多个水电工程将圆口铜鱼列为增殖放流对象, 多家科研单位对圆口铜鱼人工驯养与繁殖技术开展攻关研究, 并取得了突破性进展。增殖放流工作一旦开展, 势必会对自然种群的遗传管理产生影响。因此, 为了更好地保护圆口铜鱼资源, 应给予金沙江中下游圆口铜鱼3个线粒体DNA谱系分支特别关注, 后续可在增加该物种的生物学特征和核基因多样性等数据的基础上, 综合分析后确立金沙江中下游圆口铜鱼的进化显著单

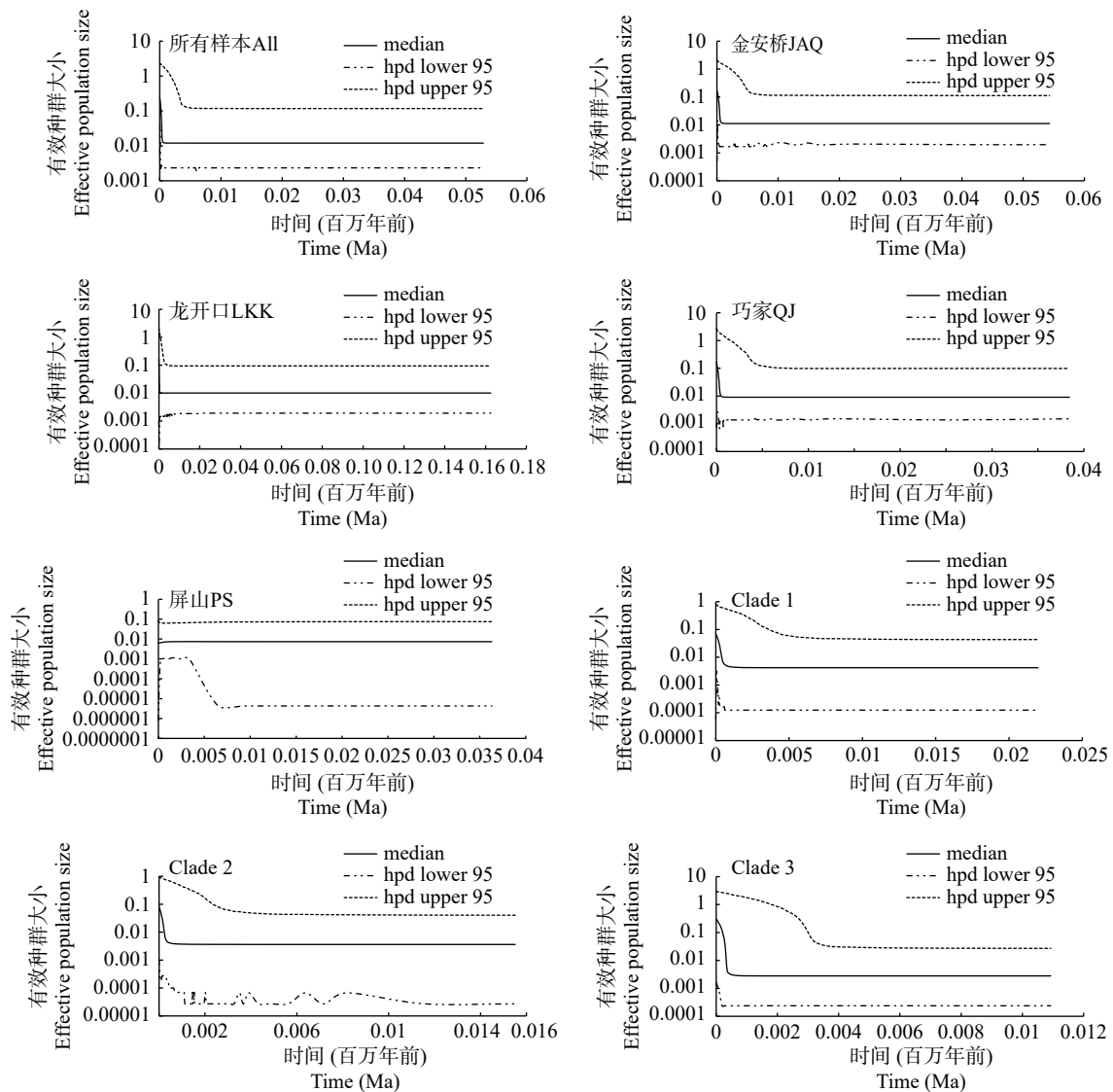


图5 金沙江中下游圆口铜鱼不同群体的种群动态随时间变化的BSP图

Fig. 5 Bayesian skyline plots (BSP) for population dynamics with time of *Coreius guichenoti* in the middle and lower reaches of the Jinsha River

实线表示平均值, 虚线表示95%置信区间上限, 双点划线表示95%置信区间下限

Solid lines indicate median values, dotted lines indicate 95% upper confidence interval, and long dash double dotted lines indicate 95% lower confidence interval

元(Evolutionarily Significant Units, ESUs)和管理单元(Management Units, MUs)等保护单元。目前, 在进行增殖放流时, 应提前做好亲鱼和放流仔鱼个体的遗传背景档案的建立, 有助于更好的管理圆口铜鱼自然种群的遗传多样性。同时, 还应加强对养殖圆口铜鱼线粒体DNA序列的检测, 建立亲鱼和子代线粒体DNA基因库, 便于采用来自不同谱系分支的亲鱼进行繁殖以确保养殖圆口铜鱼遗传多样性不降低, 充分保存不同谱系分支的圆口铜鱼资源。

参考文献:

[1] Hydrological Bureau of Changjiang Water Resources

Commission of the Ministry of Water Resources. Changjiangzhi: River System [M]. Beijing: Encyclopedia of China Publishing House, 2003: 63-66. [长江水利委员会水文局. 长江志: 水系 [M]. 北京: 中国大百科全书出版社, 2003: 63-66.]

[2] Zhang C G, Yang J X, Zhao Y H, *et al.* Fishes in the Jinsha Jiang River Basin, the Upper Reaches of the Yangtze River, China [M]. Beijing: Science Press, 2019: 4-20. [张春光, 杨君兴, 赵亚辉, 等. 金沙江流域鱼类 [M]. 北京: 科学出版社, 2019: 4-20.]

[3] Department of Ichthyology, Institute of Hydrobiology of Hubei Province. Fishes of the Yangtze River [M]. Beijing: Science Press, 1976: 76-78. [湖北省水生生物研究所鱼类研究室. 长江鱼类 [M]. 北京: 科学出版社,

- 1976: 76-78.]
- [4] Ding R H. The Fishes of Sichuan, China [M]. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science and Technology, 1994: 276-278. [丁瑞华. 四川鱼类志 [M]. 成都: 四川科学技术出版社, 1994: 276-278.]
- [5] Chen Y Y. Fauna Sinica: Osteichthyes-Cypriniformes II [M]. Beijing: Science Press, 1998: 329-331. [陈宜瑜. 中国动物志: 硬骨鱼纲 鲤形目(中卷) [M]. 北京: 科学出版社, 1998: 329-331.]
- [6] Liu L H, Wu G X, Wang Z L. Reproduction ecology of *Coreius heterodon* (Bleeker) and *Coreius guichenoti* (Sauvage et Dabry) in the mainstream of the Changjiang River after the construction of Gezhouba Dam [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1990, **14**(3): 205-215. [刘乐和, 吴国犀, 王志玲. 葛洲坝水利枢纽兴建后长江干流铜鱼和圆口铜鱼繁殖生态 [J]. 水生生物学报, 1990, **14**(3): 205-215.]
- [7] Cheng P. The biology of *Coreius guichenoti* (Sauvage et Dabry) in the upper reaches of the Yangtze River [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2008: 31-40. [程鹏. 长江上游圆口铜鱼的生物学研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2008: 31-40.]
- [8] Tang H Y, Yang Z, Gao S B, et al. Status of fish resources of early life history stages of *Coreius guichenoti* in the middle reaches of the Jinsha River [J]. *Sichuan Journal of Zoology*, 2012, **31**(3): 416-421, 425. [唐会元, 杨志, 高少波, 等. 金沙江中游圆口铜鱼早期资源现状 [J]. 四川动物, 2012, **31**(3): 416-421, 425.]
- [9] Duan X B, Liu S P, Xiong F, et al. Analysis of fishing structure and biodiversity in the upper mainstream of the Yangtze River before and after three years' spring fishing off [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2008, **17**(6): 878-885. [段辛斌, 刘绍平, 熊飞, 等. 长江上游干流春季禁渔前后三年渔获物结构和生物多样性分析 [J]. 长江流域资源与环境, 2008, **17**(6): 878-885.]
- [10] Gao S B, Tang H Y, Chen S, et al. Effects of the first phase of Jinsha River hydropower project on fish recruitment: early life history stages of *Coreius guichenoti* in the upper Yangtze River [J]. *Journal of Hydroecology*, 2015, **36**(2): 6-10. [高少波, 唐会元, 陈胜, 等. 金沙江一期工程对保护区圆口铜鱼早期资源补充的影响 [J]. 水生态学杂志, 2015, **36**(2): 6-10.]
- [11] Wang J, Su W, Yang S R, et al. Variation characteristics of fish biodiversity in Suijiang section before and after impoundment of first phase of Jinsha River hydropower project [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2017, **26**(3): 394-401. [王俊, 苏巍, 杨少荣, 等. 金沙江一期工程蓄水前后绥江段鱼类群落多样性特征 [J]. 长江流域资源与环境, 2017, **26**(3): 394-401.]
- [12] Xiong F, Liu H Y, Duan X B, et al. Stock assessment of *Coreius guichenoti* in Jiangjin and Yibin sections of the upper Yangtze River [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2014, **49**(6): 852-859. [熊飞, 刘红艳, 段辛斌, 等. 长江上游江津和宜宾江段圆口铜鱼资源量估算 [J]. 动物学杂志, 2014, **49**(6): 852-859.]
- [13] Zhang P, Yang Z, Cai L, et al. Effects of upstream and downstream dam operation on the spawning habitat suitability of *Coreius guichenoti* in the middle reach of the Jinsha River [J]. *Ecological Engineering*, 2018(120): 198-208.
- [14] Sun Z Y, Zhu T B, Yang D G, et al. Progress and prospect on the artificial domestication and reproduction of *Coreius guichenoti* [J]. *Freshwater Fisheries*, 2020, **50**(1): 107-112. [孙志禹, 朱挺兵, 杨德国, 等. 圆口铜鱼人工驯养繁育进展与展望 [J]. 淡水渔业, 2020, **50**(1): 107-112.]
- [15] Zhang X F, Zhang Y G, Gan G M, et al. Preliminary studies on ovary development and oogenesis in *Coreius guichenoti* [J]. *Journal of Southwest Agricultural University*, 2005, **27**(6): 892-897, 901. [张贤芳, 张耀光, 甘光明, 等. 圆口铜鱼卵巢发育及卵子发生的初步研究 [J]. 西南农业大学学报, 2005, **27**(6): 892-897, 901.]
- [16] Fu Y W, Zhu C K, Zhang Q Z. Molecular characterization and expression analysis of complement components C3 and C9 in largemouth bronze gudgeon (*Coreius guichenoti*) in response to *Ichthyophthirius multifiliis* infection [J]. *Aquaculture*, 2019(506): 270-279.
- [17] Li X, Yang D G, Zhu Y J, et al. Effect of stress on the head kidney of farmed largemouth bronze gudgeon (*Coreius guichenoti*) [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2013, **20**(3): 650-659. [李茜, 杨德国, 朱永久, 等. 人工养殖圆口铜鱼头肾组织学特征及操作胁迫对其影响 [J]. 中国水产科学, 2013, **20**(3): 650-659.]
- [18] Tu Z Y, Li L P, Yuan X, et al. Endurance swimming capability and activity metabolism of *Coreius guichenoti* juvenile [J]. *Freshwater Fisheries*, 2016, **46**(1): 33-38. [涂志英, 李丽萍, 袁喜, 等. 圆口铜鱼幼鱼可持续游泳能力及活动代谢研究 [J]. 淡水渔业, 2016, **46**(1): 33-38.]
- [19] He Y F, Zhu Y J, Wu X B, et al. Parentage analysis of *Coreius guichenoti* using microsatellites [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2019, **41**(6): 1216-1223. [何勇凤, 朱永久, 吴兴兵, 等. 基于微卫星标记的圆口铜鱼亲子鉴定技术 [J]. 水生生物学报, 2019, **41**(6): 1216-1223.]
- [20] Liao X L. Development of molecular markers and population genetic analyses in several important fishes distributed in the Yangtze River system [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2006: 96-108. [廖小林. 长江流域几种重要鱼类的分子标记筛选开发及群体遗传分析 [D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2006: 96-108.]
- [21] Xu S Y, Zhang Y, Wang D Q, et al. Genetic diversity in largemouth bronze gudgeon (*Coreius guichenoti* Sauvage et Dabry) from Yibin section of Yangtze River based on sequences of microsatellite DNA [J]. *Freshwater Fisheries*, 2007, **37**(3): 76-79. [徐树英, 张燕, 汪登强, 等. 长江宜宾江段圆口铜鱼遗传多样性的微卫星分析 [J]. 淡

- 水渔业, 2007, **37**(3): 76-79.]
- [22] Yuan X P, Yan L, Xu S Y, *et al.* Genetic diversity of bronze gudgeon (*Coreius heterodon*) and largemouth bronze gudgeon (*C. guichenoti*) in Yangtze River Basin [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2008, **15**(3): 377-385. [袁希平, 严莉, 徐树英, 等. 长江流域铜鱼和圆口铜鱼的遗传多样性 [J]. *中国水产科学*, 2008, **15**(3): 377-385.]
- [23] Zhang F T, Tan D Q. Genetic diversity in population of largemouth bronze gudgeon (*Coreius guichenoti* Sauvage *et* Dabry) from Yangtze River determined by microsatellite DNA analysis [J]. *Genes & Genetic Systems*, 2010, **85**(5): 351-357.
- [24] Wang W, Zhou Q, Zhang S L, *et al.* Microsatellite genetic diversity analysis of the *Coreius guichenoti* in the Guanyinyan section of Jinsha River [J]. *Freshwater Fisheries*, 2015, **45**(6): 22-26. [王伟, 周琼, 张沙龙, 等. 金沙江观音岩段圆口铜鱼的微卫星遗传多样性分析 [J]. *淡水渔业*, 2015, **45**(6): 22-26.]
- [25] Cheng F, Li W, Klopfer M, *et al.* Population genetic structure and its implication for conservation of *Coreius guichenoti* in the upper Yangtze River [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2015, **98**(9): 1999-2007.
- [26] Xiong M H, Shao K, Zhao X J, *et al.* Population genetic structure of *Coreius guichenoti* in the upstream and middle reaches of the Yangtze River [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2018, **27**(7): 1536-1543. [熊美华, 邵科, 赵修江, 等. 长江中上游圆口铜鱼群体遗传结构研究 [J]. *长江流域资源与环境*, 2018, **27**(7): 1536-1543.]
- [27] 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): 163-173.
- [28] Ward R D, Zemlak T S, Innes B H, *et al.* DNA barcoding Australia's fish species [J]. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 2005, **360**(1462): 1847-1857.
- [29] Tamura K, Stecher G, Peterson D, *et al.* MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2013, **30**(12): 2725-2729.
- [30] Rozas J, Ferrer-Mata A, Sánchez-DelBarrio J C, *et al.* DnaSP v6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2017, **34**(12): 3299-3302.
- [31] Bandelt H J, Forster P, Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1999, **16**(1): 37-48.
- [32] Zhang D, Gao F, Jakovlić I, *et al.* PhyloSuite: An integrated and scalable desktop platform for streamlined molecular sequence data management and evolutionary phylogenetics studies [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2020, **20**(1): 348-355.
- [33] 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.
- [34] Corander J, Cheng L, Marttinen P, *et al.* BAPS: Bayesian Analysis of Population Structure Version 6.0 [M]. Finland: Department of Mathematics and Statistics, University of Helsinki, 2013: 14.
- [35] 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.
- [36] Tajima F. The effect of change in population size on DNA polymorphism [J]. *Genetics*, 1989, **123**(3): 597-601.
- [37] Fu Y X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection [J]. *Genetics*, 1997, **147**(2): 915-925.
- [38] Drummond A J, Rambaut A. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2007, **7**(1): 214.
- [39] Rambaut A, Drummond A J, Xie D, *et al.* Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7 [J]. *Systematic Biology*, 2018, **67**(5): 901-904.
- [40] Meyer A. Evolution of Mitochondrial DNA in Fishes [M]//Mochachka P W, Mommsen T P (Eds.), *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes*, New York: Elsevier, 1993: 1-38.
- [41] Durand J D, Tsigenopoulos C S, Unlu E, *et al.* Phylogeny and biogeography of the family cyprinidae in the middle east inferred from cytochrome *b* DNA—Evolutionary significance of this region [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2002, **22**(1): 91-100.
- [42] 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.
- [43] Shen Y, Guan L, Wang D, *et al.* DNA barcoding and evaluation of genetic diversity in Cyprinidae fish in the midstream of the Yangtze River [J]. *Ecology and Evolution*, 2016, **6**(9): 2702-2713.
- [44] Li W J, Wang H S, Liu H Z, *et al.* Genetic diversity and population demographic history of *Hemiculterella sauvagei* in the Chishui River [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2018, **42**(1): 106-113. [李文静, 王环珊, 刘焕章, 等. 赤水河半鲮的遗传多样性和种群历史动态分析 [J]. *水生生物学报*, 2018, **42**(1): 106-113.]
- [45] Wang T, Du Y Y, Yang Z Y, *et al.* Population genetic structure of *Schizopygopsis kialingensis* inferred from mitochondrial D-loop sequences [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(22): 7741-7749. [王太, 杜岩岩, 杨濯羽, 等. 基于线粒体控制区的嘉陵裸裂尻鱼种群遗传结构分析 [J]. *生态学报*, 2017, **37**(22): 7741-7749.]
- [46] Balloux F, Lugon-Moulin N. The estimation of popula-

- tion differentiation with microsatellite markers [J]. *Molecular Ecology*, 2002, **11**(2): 155-165.
- [47] Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism [J]. *Genetics*, 1989, **123**(3): 585-595.
- [48] Fu Y X, Li W. Statistical tests of neutrality of mutations [J]. *Genetics*, 1993, **133**(3): 693-709.
- [49] Zhao X T, Zhang Y S, Qu Y X, *et al.* Pleistocene glaciations along the western foot of the Yulong Mountains and their relationship with the formation and development of the Jinsha River [J]. *Quaternary Sciences*, 2007, **27**(1): 35-44. [赵希涛, 张永双, 曲永新, 等. 玉龙山西麓更新世冰川作用及其与金沙江河谷发育的关系 [J]. *第四纪研究*, 2007, **27**(1): 35-44.]
- [50] Zheng B X. Quaternary glaciation and glacier evolution in the Yulong Mount, Yunan [J]. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2000, **22**(1): 53-61. [郑本兴. 云南玉龙雪山第四纪冰期与冰川演化模式 [J]. *冰川冻土*, 2000, **22**(1): 53-61.]
- [51] Liu F L, Gao H S, Li Z M, *et al.* Terraces development and their implications for valley evolution of the Jinsha River since Late Pleistocene near Longjie, Yunnan [J]. *Advances in Earth Science*, 2020, **35**(4): 431-440. [刘芬良, 高红山, 李宗盟, 等. 金沙江龙街段晚更新世以来的阶地发育与河谷地貌演化 [J]. *地球科学进展*, 2020, **35**(4): 431-440.]

GENETIC DIVERSITY AND POPULATION DEMOGRAPHY OF *COREIUS GUICHENOTI* FROM THE MIDDLE AND LOWER REACHES OF THE JINSHA RIVER

HE Yong-Feng, ZHU Yong-Jiu, GONG Jin-Ling, ZHU Ting-Bing, WU Xing-Bing,
LI Xue-Mei, MENG Zi-Hao and YANG De-Guo

(Key Laboratory of Freshwater Biodiversity Conservation, Ministry of Agriculture of China, Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, China)

Abstract: Genetic diversity and population demography of *Coreius guichenoti* from the middle and lower reaches of the Jinsha River were investigated using mitochondrial DNA *Cyt b* gene and *CO I* gene sequences. The results showed that 91 haplotypes were identified from 393 individuals based on concatenated sequences, with relatively high haplotype diversity of (0.936 ± 0.006) and low nucleotide diversity of (0.00489 ± 0.00009). Phylogenetic trees and median-joining Network based on haplotypes indicate that all haplotypes from the middle and lower reaches of the Jinsha River were mixed with each other according to their geographical distribution, but exhibited three distinct haplotype lineages (Clade 1, Clade 2 and Clade 3). Clade 1 diverged at about 3.66 Ma, while Clade 2 and Clade 3 diverged at about 2.93 Ma. Analysis of molecular variance (AMOVA) showed that the larger genetic variances were within different geographical locations (96.62%) and between different haplotype lineages (81.29%), while the lesser genetic variance were between different geographical locations (3.38%) and within different haplotype lineages (18.71%). Pairwise comparisons of genetic differentiation index (F_{st}) among different populations ranged from -0.008 to 0.045 . Except for the insignificant F_{st} value between PS and other locations, significant but low F_{st} were investigated between other two locations ($F_{st} < 0.05$, $P < 0.05$). In contrary, significant maximum genetic differentiation level was revealed between three haplotype lineages ($F_{st} > 0.25$, $P < 0.001$). Neutrality test, mismatch distribution and Bayesian Skyline Plot (BSP) all revealed that wild populations of *C. guichenoti* from the middle and lower reaches of the Jinsha River may have experienced the population expansion event. It may happen at 0.0007 — 0.0004 Ma during the Holocene small glaciers period. It suggests that the uplift of Qinghai-Tibet Plateau and the evolution of glaciers during Holocene small glaciers period may play important effect on the population demography of *C. guichenoti* in the Jinsha River. In order to better protect the wild resources of *C. guichenoti*, it was suggested to pay special attention to the three haplotype lineages of *C. guichenoti* in the middle and lower reaches of the Jinsha River for guiding its culture production.

Key words: *Coreius guichenoti*; Jinsha River; Genetic diversity; Population demography