

DOI:10.14188/j.ajsh.2022.05.004

基于 Cyt *b* 基因的扁圆吻鲷遗传多样性及其在鲷亚科系统发育地位探讨

张 智¹, 李吉明², 张小东³, 林炳明³, 陈建明^{1*}

- (1. 闽江学院 地理与海洋学院 福建省海洋生物多样性保护与永续利用重点实验室, 福建 福州 350108;
2. 连城县吉明鱼苗养殖公司, 福建 龙岩 366202;
3. 龙岩市水产技术推广站, 福建 龙岩 364000)

摘要: 扁圆吻鲷(*Distoechodon compressus*)是一种局域分布于我国福建、江西、台湾的小型经济鱼类,目前尚无其群体遗传学相关研究,此外扁圆吻鲷在鲷亚科(Xenocyprinae)鱼类中的分类地位也有争议。本研究基于线粒体 Cyt *b* 基因,对采自福建连城附近水域的三个扁圆吻鲷群体的遗传多样性、群体结构和历史动态进行分析。结果显示扁圆吻鲷的三个群体共检测到15个单倍型,整体单倍型多样性较高(0.554)而核苷酸多样性较低(0.00142),三个群体中池塘养殖群体的单倍型多样性和核苷酸多样性均最高,分别为0.600和0.00224;各群体间未检测到显著的遗传分化,且遗传距离均极低(小于0.002);群体历史动态分析结果也未检测到明显的群体扩张或瓶颈效应等。此外,分别基于邻接法(neighbor-joining, NJ)、最大似然法(maximum likelihood, ML)和贝叶斯法(Bayesian inference, BI)对鲷亚科已报道的基因序列进行系统发育分析,结果显示似鲷属(*Xenocyprion*)位于系统发育树基部;鲷属(*Xenocypris*)和圆吻鲷属(*Distoechodon*)并未各自形成单系,而是不同属的各物种互为并系;在圆吻鲷属内部,扁圆吻鲷和圆吻鲷无法通过 Cyt *b* 基因进行区分,因此未来仍需更多的分子标记以支持鲷亚科的系统发育关系。本研究的开展有助于了解扁圆吻鲷的遗传多样性现状和群体结构,为资源保护管理提供了基础资料,同时也为鲷亚科的系统发育和进化历史提供了重要参考。

关键词: 扁圆吻鲷;线粒体细胞色素 *b* 基因;遗传多样性;鲷亚科;系统发育关系

中图分类号: Q958.8

文献标志码: A

文章编号: 2096-3491(2022)05-0452-09

Genetic diversity of *Distoechodon compressus* and discussion of its phylogenetic relationships in subfamily Xenocyprinae

ZHANG Zhi¹, LI Jiming², ZHANG Xiaodong³, LIN Bingming³, CHEN Jianming^{1*}

- (1. Fujian Key Laboratory on Conservation and Sustainable Utilization of Marine Biodiversity, Fuzhou Institute of Oceanography, Minjiang University, Fuzhou 350108, Fujian, China;
2. Liancheng Jiming Fish Farming Company, Longyan 366202, Fujian, China;
3. Longyan Fisheries Technology Extension Center, Longyan 364000, Fujian, China)

Abstract: *Distoechodon compressus* is a small economic fish distributed locally in Fujian, Jiangxi and Taiwan in China. At present, there is no research on its population genetics. In addition, its taxonomic status in subfamily Xenocyprinae is controversial. Based on mitochondrial DNA Cyt *b* gene sequences, the present study investigated the genetic diversity, population structure and population demography of three populations of *Distoechodon compressus* collected from wa-

收稿日期: 2022-07-12 修回日期: 2022-08-08 接受日期: 2022-10-18

作者简介: 张智(1992-),男,博士,副教授,研究方向为鱼类分子与进化生态学。E-mail: zhizhang@mju.edu.cn

* 通讯联系人: 陈建明(1971-),男,博士,研究员,研究方向为海洋生物多样性保护与可持续利用。E-mail: chenjm@mju.edu.cn

基金项目: 福建省自然科学基金面上项目(2022J011136);福建省教育厅中青年教师教育科研项目(JAT200445)

引用格式: 张智, 李吉明, 张小东, 等. 基于 Cyt *b* 基因的扁圆吻鲷遗传多样性及其在鲷亚科系统发育地位探讨[J]. 生物资源, 2022, 44(5): 452-460.

Zhang Z, Li J M, Zhang X D, et al. Genetic diversity of *Distoechodon compressus* and discussion of its phylogenetic relationships in subfamily Xenocyprinae [J]. Biotic Resources, 2022, 44(5): 452-460.

ters near Liancheng County, Fujian Province. The results showed that 15 haplotypes were identified for 90 individuals with relatively high haplotype diversity ($Hd=0.554$) and low nucleotide diversity ($Pi=0.00142$). Among the three populations, CT population had the highest Hd and Pi (0.600 and 0.00224, respectively). Genetic differentiation indexes of pairwise comparison of different populations were very low (<0.002), indicating no genetic differentiation among populations. No significant expansion or bottleneck effect was detected by population demography analysis. Furthermore, phylogenetic analysis of Cyt b sequences within subfamily Xenocyprinae illustrates that genus *Xenocyprionides* is located at the base of phylogenetic tree. *Xenocypris* and *Distoechodon* do not form their own monophyly, but species of different genera are parallel to each other. Within genus *Distoechodon*, *D. compressus* and *D. tumirostris* cannot be distinguished by Cyt b gene, so that more molecular markers are needed to analyze phylogenetic relationships in the future. This study is helpful to understand the status of genetic diversity and population structure for this locally distributed fish, and to provide basic information for resource conservation and management, as well as reference for phylogenetic and evolutionary history of subfamily Xenocyprinae.

Key words: *Distoechodon compressus*; mitochondrial Cyt b gene; genetic diversity; subfamily Xenocyprinae; phylogenetic relationship

0 引言

扁圆吻鲮(*Distoechodon compressus*)隶属于鲤科(Cyprinidae)鲮(拼音发音:gù)亚科(Xenocyprinae)圆吻鲮属(*Distoechodon*),是一种局域分布于我国福建、江西、台湾等地的小型经济鱼类^[1]。扁圆吻鲮具有发达的角质下颌,常刮食底栖藻类等,并可吞食单细胞藻类和植物碎屑,能够显著控制水体藻类爆发,因此近年来常作为主要增殖放流品种,用于改善内河水质,具有重要的生态意义^[2]。同时,扁圆吻鲮的人工繁育技术已经得到攻克,作为一种优质的混养对象,已在福建龙岩等地得到推广并显著提高了单位面积产量^[3]。除此之外,目前关于扁圆吻鲮的遗传多样性研究尚无报道。

根据历史文献记载,扁圆吻鲮的分类地位一直有争议。扁圆吻鲮于1925年被Nichols描述并与圆吻鲮(*D. tumirostris*)一同归为圆吻鲮属^[4,5]。随后《中国鲤科鱼类志》^[1]收录并描述了该种特征,但Bănărescu(1970)^[6]将其归类为圆吻鲮一亚种;《福建鱼类志》^[7]遵循《中国鲤科鱼类志》的分类依据,并通过侧线鳞数作为主要分类依据区分扁圆吻鲮和其他圆吻鲮属鱼类(圆吻鲮、湖北圆吻鲮)。1998年出版的《中国动物志》^[8]对于标本进行检视后认为圆吻鲮和扁圆吻鲮分类依据不足,将其视为同一物种;也有学者基于线粒体Cyt b 和ND4基因对鲮亚科所有物种进行了系统发育分析,当时直接将扁圆吻鲮(采自福建)和圆吻鲮(采自四川)视为同一物种,尽管二者没有共享单倍型,但二者系统发育关系最近且具较高支持率^[9]。与此相反,另一些专家基于同工酶和骨骼特征,将扁圆吻鲮重新确立为有效种^[10];随后,也有学者基于线粒体控制区和Cyt b 基因序列变异

分析同样支持扁圆吻鲮为有效种^[11]。有研究对圆吻鲮属进行了系统整理,目前圆吻鲮属共包含圆吻鲮、扁圆吻鲮、湖北圆吻鲮(*D. hupeinensis*)、大眼圆吻鲮(*D. macrophthalmus*)和*D. multispinnis*(后被认为是圆吻鲮的亚种)5种^[12]。然而,目前有关扁圆吻鲮的报道全部来自福建连城周边水域^[2,13,14]。有研究者对扁圆吻鲮与其他鲮亚科的形态进行了比较描述,也仅提出尾柄长短、眼大小及侧线鳞、鳃耙等性状差异^[15]。因此,扁圆吻鲮的分类地位及遗传多样性特征有待更深入地调查研究。

线粒体细胞色素***b***(Cyt b)基因具有母系遗传、进化速率快等特点,被广泛应用于群体遗传多样性评估、群体遗传结构分析和分子系统学研究^[16]。本研究基于线粒体Cyt b 基因,对分布于不同水域生境的扁圆吻鲮进行测序,对其进行遗传多样性、群体结构和历史动态分析,同时结合已发表的鲮亚科全部基因序列,对鲮亚科鱼类的系统发育进行探讨。本研究的展开将有助于了解扁圆吻鲮遗传多样性现状、确立其分类地位,以期为扁圆吻鲮这一局部分布种的种质资源开发、保护和管理提供科学基础;同时为鲮亚科的系统发育和进化历史提供更多的证据。

1 材料与方法

1.1 研究材料

扁圆吻鲮样本于2021年6月分别采自福建省连城县后洋水库(SK,水库类型,汀江水系),汀江支流连城县新泉镇河段(HL,河流类型,汀江水系)和连城县吉明鱼苗养殖有限公司(CT,池塘类型)三种不同类型的生境。其中后洋水库获得的样本体长70~155 mm,均值(110.23±30.34) mm;体重4.7~50.1 g,平均值(21.20±14.34) g;新泉镇河段获得

样本体长 149~235 mm, 均值 (190.23±23.19) mm; 体重 64.8~282.8 g, 平均值 (155.90±60.77) g; 养殖池塘中亲本来源于闽江和汀江水系的 F1 代人工繁育群体, 样本体长 55~144 mm, 均值 (88.77±29.98) mm; 体重 (2.6~40.0) g, 平均值 (13.20±11.58) g。三个水域样点位置见表 1。水库和河流采样方式为定制刺网, 采样时间为 12 h; 池塘使用抄网捕捞, 三个群体各采集 30 尾样本, 合计 90 尾。采集的扁圆吻鲷样本根据《福建鱼类志》^[7] 进行物种鉴定后, 取背部肌肉置于 95% 酒精中, 供后续分子实验使用。

1.2 DNA 的提取、PCR 扩增与测序

剪取 20 mg 肌肉组织, 利用动物基因组 DNA 提取试剂盒 (天根生化科技有限公司, 北京) 提取基因组 DNA。Cyt b 基因扩增和测序的引物选用 L14724 (5'-GACTTGAAAAACCAACCGTTG-3') 和 H15915 (5'-CTCCGATCTCCGGATTACAA GAC-3')^[9]。PCR 反应总体积为 20 μL, 包括 2×Master Mix (北京擎科生物科技有限公司) 10 μL, ddH₂O 7 μL, 上下游引物各 1 μL, 基因组 DNA 模板 1 μL; PCR 程序设定为: 94℃预变性 3 min; 94℃变性 30 s, 54℃退火 45 s, 72℃延伸 1 min, 以上反应 30 次循环; 最后 72℃延伸 5 min。PCR 产物用 1.2% 浓度琼脂糖凝胶电泳检测后, 送至上海生工生物工程有限公司进行测序。

1.3 数据分析

序列通过 Clustal X v2.0^[17] 和 Seaview v4^[18] 软件进行比对、校正并保存为不同格式的文件供后续分析。序列变异、碱基组成等信息通过 Mega X 软件进行分析^[19]。利用 DnaSP v6 软件^[20] 计算扁圆吻鲷不同地理群体的单倍型多样性 (haplotype diversity, *Hd*) 和核苷酸多样性 (nucleotide diversity, *Pi*) 并分析各群体的单倍型组成情况。碱基替代模型使用 ModelFinder 软件选择^[21]。以胭脂鱼 (*Myxocyprinus asiaticus*, NCBI 登录号: NC006401) 为外类群, 并在 NCBI 上下载鲷亚科所有已公布的线粒体 Cyt b 基因序列, 分别采用邻接法 (neighbour-joining, NJ)、最大似然法 (maximum likelihood, ML) 和贝叶斯法 (Bayesian inference, BI) 分别构建系统发育树。NJ 法系统发育树用 Mega X 软件构建^[18], ML 树和 BI 树的构建分别采用 IQ-TREE^[22] 和 MrBayes v3.2.7^[23] 软件完成。系统发育树最后利用 iTOL v6.3 (<https://itol.embl.de/>) 在线美化^[24]。利用 Network 软件基于中接法 (median-joining) 绘制单倍型进化关系网络图, 分析各单倍型之间的进化

关系^[25]。利用 Arlequin v3.5.2.2 软件^[26] 计算两两群体间的遗传分化系数 (F_{ST}), 并进行 Tajima's D ^[27] 和 Fu's F_s ^[28] 中性检验, 同时结合 DnaSP 软件进行核苷酸错配分析, 判断群体历史动态是否经历了群体扩张或瓶颈效应^[29]。

2 结果

2.1 序列变异、单倍型与遗传多样性

本研究共获得扁圆吻鲷 3 个地理群体共 90 条线粒体 Cyt b 基因序列, 长度为 1 140 bp。共检测到 34 个变异位点, 占总碱基数的 2.98%, 其中单突变位点 29 个, 简约信息位点 5 个。所有个体的平均碱基组成分别为: A (29.6%)、T (27.1%)、G (28.6%)、C (14.7%)。A+T 的含量显著高于 C+G 的含量。碱基组成存在强烈的偏倚现象, G 在密码子第三位的含量仅为 4.2%。

全部 90 条序列共检测到 15 个单倍型, 整体 *Hd* 和 *Pi* 分别为 0.554 和 0.001 42。不同地理群体的 *Hd* 和 *Pi* 详见表 1。CT 群体的 *Hd* 和 *Pi* 均最高, 分别为 0.600 和 0.002 44; 而 HL 群体最低, *Hd* 和 *Pi* 分别为 0.528 和 0.000 97。从单倍型分布情况来看, 15 个单倍型中仅有 5 个单倍型为共享单倍型, 但其中 4 个为三个地理群体共享; 余下 10 个单倍型为特有单倍型, 其中有 6 个单倍型为 CT 群体特有。

2.2 系统发育关系

基于 NJ、ML 和 BI 法构建扁圆吻鲷 15 个单倍型和已报道的鲷亚科其他鱼类之间的系统发育树。结果显示, 三种方法得到的拓扑结构基本一致。就扁圆吻鲷而言, 系统发育分析结果显示, 15 个单倍型可分为 2 个谱系, 除 Hap11 外, 其他 14 个单倍型聚为同一谱系, 并且可以看到同一群体的单倍型并未聚为单系, 不同群体相互交织, 无群体间的谱系分化。扩展到整个鲷亚科已报道的 Cyt b 序列, 结果显示云南鲷位于整个鲷亚科系统发育树的基部, 但另一条云南鲷则与其他鲷属鱼类聚为一支; 除此之外, 似鲷属两物种位于系统发育树基部; 其他鲷亚科鱼类主要分为两大支, 分别主要包括 [圆吻鲷属 + 似鲷 (拼音发音: biān)] 和鲷属; 其中, 圆吻鲷属与似鲷互为单系群, 圆吻鲷属一支主要包括圆吻鲷和扁圆吻鲷, 两物种交织在一起, 未各自形成单系, 同时一尾方氏鲷与 Hap11 形成并系; 鲷属一支主要包括 (细鳞斜颌鲷 + 方氏鲷) 与 (银鲷 + 黄尾鲷 + 云南鲷 + 湖北圆吻鲷) 形成并系 (图 1)。

通过 Network 软件, 对扁圆吻鲷 15 个单倍型构建进化网络图 (图 2), 结果显示各单倍型网络进化

表 1 扁圆吻鲷不同地理种群的样本采集信息和遗传多样性
Table 1 Sampling sites and genetic diversity for different populations of *Distoechodon compressus*

地点	编号	样本量	单倍型数	单倍型分布	单倍型多样性	核苷酸多样性	坐标位置
连城县姑田镇后洋水库	SK	30	7	Hap1(1),2(2),3(4),5(20),6(1),8(1),9(1)	0.547	0.00097	116.94°E 25.70°N
连城县文亨镇吉明鱼苗 养殖有限公司	CT	30	10	Hap2(1),3(3),4(1),5(19),8(1),11(1),12(1),13(1),14(1),15(1)	0.600	0.00244	116.74°E 25.68°N
汀江支流连城县新泉镇 河段	HL	30	6	Hap3(5),5(20),6(2),7(1),8(1),10(1)	0.538	0.00089	116.62°E 25.35°N
整体		90	15		0.554	0.00142	

注:单倍型分布括号内为群体内该单倍型的个数
Note: numbers in parentheses represent the number of this haplotype within population

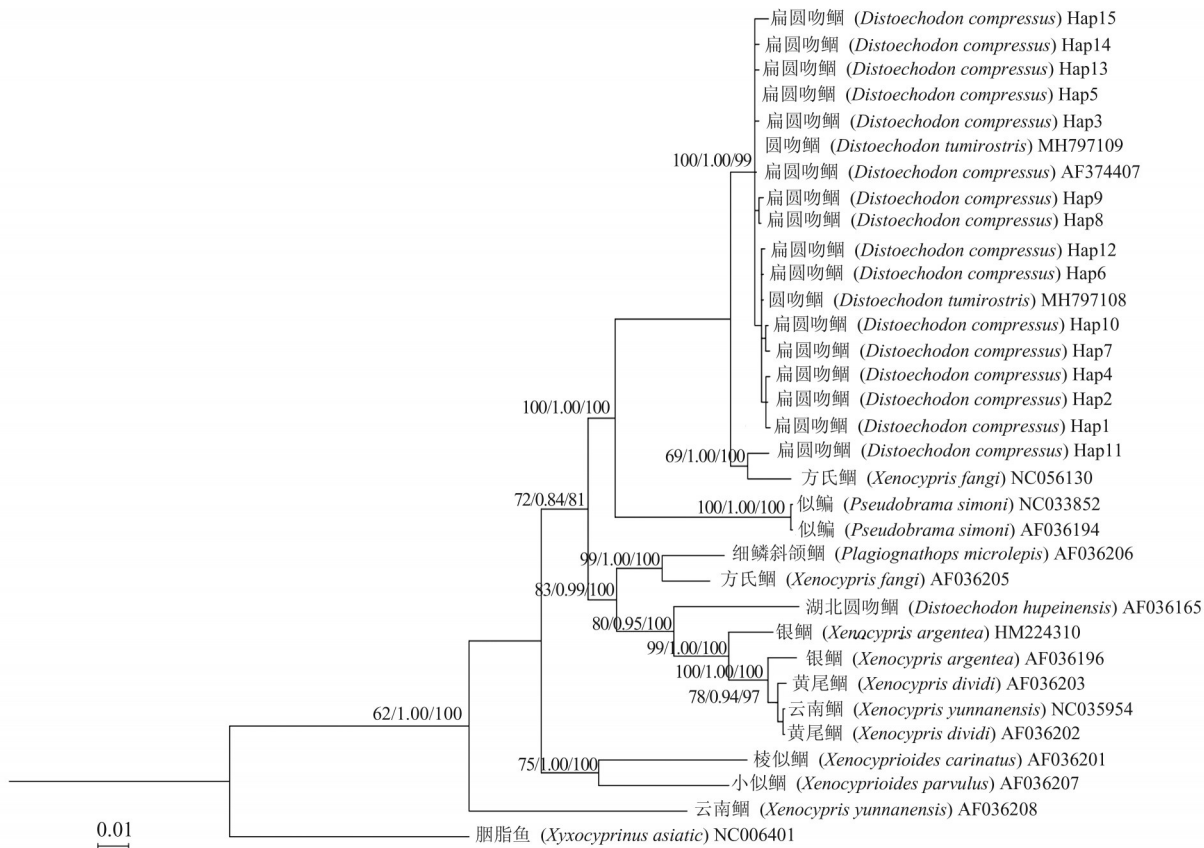


图 1 基于线粒体 Cyt b 基因构建的扁圆吻鲷和其他鲷亚科鱼类的系统发育树
Fig. 1 Phylogenetic relationships of *Distoechodon compressus* and other species of *Xenocyprinae* based on mitochondrial Cyt b sequences

注:节点处的数值分别为邻接法、最大似然法和贝叶斯法分析获得的支持率;“Hap”表示单倍型编号,其他物种以 NCBI 登录号及拉丁名命名
Note: values at the node denote support rate of NJ/ML/BI analysis, respectively; “Hap” and subsequent number represents haplotype code, and remaining species are named by their accession number from NCBI and Latin name of species

关系呈星状排列,Hap5 位于进化网络中心,为 3 个地理群体共享的原始单倍型;Hap11 与其他单倍型通过缺失的中间单倍型连接,进化网络关系图同样未显示出明显的地理分布格局。

2.3 群体结构和遗传分化

由 Mega 软件计算出不同地理群体间和群体内的遗传距离,结果显示扁圆吻鲷三个地理群体的群体间遗传距离在 0.002 以下,群体内个体间遗传距

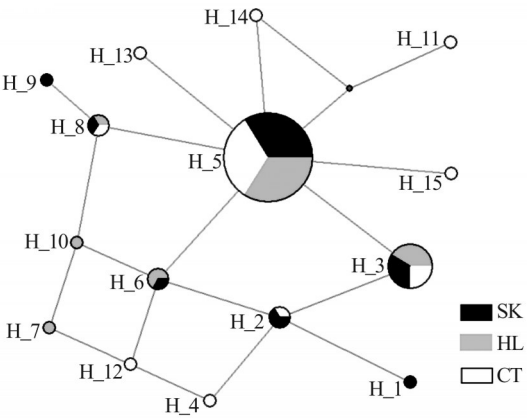


图2 基于 Cyt b 基因的扁圆吻鲷单倍型进化网络图
Fig. 2 The haplotype network of *Distoechodon compressus* based on mitochondrial Cyt b sequences
注:圆圈大小代表单倍型包含的个体数,中间红色圆点代表缺失的单倍型
Note: circle size represents the number of individuals included in the haplotype, red circle represents lacked haplotype

离均低于 0.001,表明扁圆吻鲷群体间和群体内遗传距离均极小(表 2)。利用 Arlequin 软件计算群体间遗传分化情况,扁圆吻鲷不同地理群体两两遗传分化指数 F_{ST} 见表 2。群体间均不存在显著遗传分化, F_{ST} 在 0.009 47~0.025 62。

2.4 群体历史动态

利用 DnaSP 软件对扁圆吻鲷三个群体分别进行核苷酸错配分析,结果显示所有群体没有呈现单峰分布,表明三个扁圆吻鲷群体近期均未经历过群体扩张。通过 Arlequin 软件进行中性检验并估算群

体扩张时间,结果显示尽管所有群体的 Tajima's D 和 Fu's F_s 均为负值,但大多并未达到显著性水平 ($P>0.05$),仅检测到 CT 群体 Tajima's D 值呈显著负值(表 3),可能经历过群体扩张。

3 讨论

3.1 扁圆吻鲷的遗传多样性、群体结构和历史动态

遗传多样性是生物多样性的基础,也是物种长期生存与进化的前提^[30]。遗传多样性越高,遗传变异就更丰富,生物体对环境的适应能力也就越强^[31]。单倍型多样性和核苷酸多样性就是衡量群体遗传多样性的重要指标^[32]。本研究结果显示扁圆吻鲷三个地理群体的 H_d 均大于 0.5 而 P_i 均小于 0.005,表现出高的 H_d 和低 P_i 现象。此结果与同属于鲴亚科的银鲴(鄱阳湖、洞庭湖、赣江群体, H_d 为 0.965~0.993, P_i 为 0.004 19~0.005 60^[33])和细鳞斜颌鲴(梁子湖、淮河等, P_i 的值 0.000 55~0.031 22^[34])相比,扁圆吻鲷的遗传多样性相对较低。此外,根据已报道的近缘种或相似生态位物种基于 Cyt b 基因的遗传多样性研究,扁圆吻鲷的遗传多样性也低于鲢(长江上游 H_d 为 0.770~0.876; P_i 为 0.006 87~0.019 67^[35])、半鲮(拼音发音: cān)(H_d 为 0.842~0.922; P_i 为 0.003 86~0.004 95^[36])等;仅高于一些局域分布种,如厚颌鲂(H_d 为 0.290, P_i 为 0.000 77^[37])等。综上,扁圆吻鲷的遗传多样性相对较低,这可能与其局域分布等原因有关,基因库相对有限。此外,CT 群体作为养殖群体,遗传多样性反而高于

表 2 扁圆吻鲷不同地理种群间和群体内的遗传距离和分化指数
Table 2 Genetic distance and differentiation index between and within *Distoechodon compressus* populations

种群	遗传距离			遗传分化系数(F_{ST})		
	SK	CT	HL	SK	CT	HL
SK		0.000 428	0.000 425		0.765 77	0.954 95
CT	0.001 687		0.000 404	0.009 47		0.909 91
HL	0.000 926	0.001 627		0.025 62	0.011 86	

注:2~4 列为遗传距离(左下角为种群间,右上角为种群内个体间);5~7 列为遗传分化系数(左下角为 F_{ST} , 右上角为 P 值)
Note: columns 2~4 represent genetic distances (between populations, below diagonal; among individuals within populations, above diagonal); columns 5~7 are differentiation indexes (F_{ST} , below diagonal; P -value, above diagonal)

表 3 扁圆吻鲷各种群的中性检验结果
Table 3 Neutrality tests for all populations of *Distoechodon compressus*

指标		SK	CT	HL
Tajima's D test	Tajima's D	-0.761 53	-2.421 40	-0.526 80
	Tajima's D P -value	0.229	0	0.356
Fu's F_s test	F_s	-2.368 88	-2.368 88	-1.746 24
	F_s P -value	0.056	0.215	0.155

两个野生群体,这可能是由于CT群体亲本来源于不同水系,促进了基因交流,导致其遗传多样性反而高于两个野生群体;此外,CT群体亲本不断通过野外捕捞补充,使得CT群体基因库更丰富,也是CY群体特有单倍型较多的原因。

根据Wright^[38]关于对群体遗传分化和基因交流程度的理论,将 F_{ST} 对群体分化水平进行分组,本研究扁圆吻鲃三个地理群体两两间 F_{ST} 均小于0.05,表明各群体间无显著分化;三群体间存在大量共享单倍型、系统发育分析和单倍型进化网络图也都支持本结果。尽管分属不同水系,但三个群体间暂未检测到遗传分化,可能是在部分水系的源头存在相互交流的现象,也有可能是放流或引种导致的各群体间的交流。

Grant和Bowen^[39]提出了一个较简单的模式,利用单倍型多样性和核苷酸多样性来估计群体的进化历史,当 $Hd \geq 0.5$, $Pi < 0.5\%$ 时,认为是受瓶颈效应后群体数量的迅速扩张导致。尽管本研究三个扁圆吻鲃群体均显示出上述结果,但错配分析未检测到存在扩张历史;中性检验也仅有CT群体Tajima's D 值呈显著负值,可能存在群体扩张,其他群体均未检测到群体扩张历史。因此,推测扁圆吻鲃几个群体的群体规模都较稳定,暂未受到威胁。

3.2 鲃亚科的系统发育分析与扁圆吻鲃的地位

鲃亚科的系统发育分析主要包含两个问题有待进一步讨论,一是扁圆吻鲃的分类地位和有效种确立上;二是整个鲃亚科鱼类的系统发育关系的探讨。

关于扁圆吻鲃的物种有效性问题,前言部分我们也重点介绍了相关学者围绕这一问题展开的研究与讨论。有研究学者基于形态学和分子生物学方法证实了扁圆吻鲃的物种有效性^[11,13],该分类依据也得到了广泛的认可^[12]。然而,本研究系统发育分析结果显示扁圆吻鲃与圆吻鲃的遗传距离极小,基于线粒体Cyt b 基因无法对二者进行区分,此外长江上游特有鱼类方氏鲃也与扁圆吻鲃一单倍型聚为一支。这仍需开发更多的位于核基因的分子标记去讨论。此外,扁圆吻鲃的群体历史动态分析表明,几个群体均没有经历群体扩张,群体规模较为稳定。因此,扁圆吻鲃的物种形成、空间分布和群体动态还有待进一步探讨。

对于鲃亚科鱼类系统发育的问题,本研究结果显示似鲃属位于系统发育树基部,余下分为两大支,分别为鲃属和(圆吻鲃属+似鲃),湖北圆吻鲃在鲃属一支,与前期学者的研究结果一致^[40~42];此外,仍有部分物种的系统发育位置较为模糊。造成此结果

的原因可能是分子标记选择的问题,尽管线粒体具有母系遗传、进化保守等特点,适于作为检测潜在群体遗传分化和分子进化的遗传标记,但对于某一些类群仍无法使用单一分子标记进行区分,马口鱼类[马口鱼属、鲃(拼音发音:liè)属等]也存在相似的问题^[43]。目前,除扁圆吻鲃、湖北圆吻鲃和似鲃属两物种外,其他鲃亚科鱼类的线粒体全基因组已全部报道,基于线粒体全基因组的系统发育分析同样显示了类似的结果,即方氏鲃并未聚于鲃属(云南鲃、黄尾鲃、银鲃)一支,而是与圆吻鲃聚为一支^[44]。因此,鲃亚科内部的系统发育关系及物种分化等问题还有待进一步研究。

3.3 扁圆吻鲃的开发与保护

本研究初步反映了扁圆吻鲃的遗传多样性现状、遗传结构和群体历史动态。在未来,仍需开发更多的分子标记,以更全面地获取扁圆吻鲃群体遗传学特征,为扁圆吻鲃的资源保护及合理开发利用提供理论依据。本研究结果显示扁圆吻鲃三个地理群体的遗传多样性低于一些广布种^[33~36]。因此,未来的物种开发与保护仍应首先关注扁圆吻鲃的遗传多样性状况,保证不同群体间的基因交流。此外,养殖群体对野生种质资源的影响以及养殖群体的管理一直受到人们的广泛关注^[45]。养殖群体的遗传结构和遗传背景可能受到直接或间接的遗传效应,如杂交、基因渐渗或竞争、病害等导致食性变化、生活史的改变等^[39]。本研究CT养殖群体遗传多样性最高,表明人工选育过程中的建群者效应、近交、遗传漂变和瓶颈效应^[46,47]等对养殖群体遗传多样性的影响没有显现,相似结果也在大西洋鲑养殖群体中得到过报道^[48]。即便如此,在未来,仍需采取有效措施保障封闭群体基因库的稳定,防止产生遗传渐渗、丧失地方种的遗传多样性或适应性的降低,保证扁圆吻鲃养殖的持续、健康、稳定发展。最后,随着扁圆吻鲃增殖放流规模的逐步扩大,扁圆吻鲃在改善内陆水体水质,特别是美化乡村河流环境上发挥重要作用,有望成为以鱼治水生态治理模式的首选地方良种。

参考文献

- [1] 伍献文,曹文宣,易伯鲁,等.中国鲤科鱼类志(上卷)[M].上海:上海科学技术出版社,1964:128-132.
Wu X W, Cao W X, Yi B L, *et al.* The cyprinid fishes of China [M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 1964: 128-132.
- [2] 林炳明.连城扁圆吻鲃群体主要形态特征分析[J].渔业研究,2020,42(6):629-634.
Lin B M. Analysis of main morphological characteristic

- of *Distoechodon compressus* in Liancheng [J]. Journal of Fisheries Research, 2020, 42(6): 629-634.
- [3] 林炳明. 扁圆吻鲷规模化人工繁殖技术初探[J]. 中国水产, 2020, 11: 71-73.
- Lin B M. Preliminary study on artificial reproduction of *Distoechodon compressus* [J]. China Fisheries, 2020, 11: 71-73.
- [4] Peters W C H. Über die von der chinesischen Regierung zu der internationalen Fischerei - Ausstellung gesandte Fische Sammlung aus Ningpo [J]. Monatsberichte der Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1881, 45: 921-927.
- [5] Nichols J T. Chinese fresh-water fishes in the American Museum of Natural History's collections. A provisional check-list of the fresh-water fishes of China [J]. Bulletin of the American Museum of Natural History, 1928, 58: 1-62.
- [6] Bănărescu P. Remarks on the genus *Xenocypris* (Pisces, Cyprinidae) with description of a new subspecies [J]. Revue Roumaine de Biologie Série de Zoologie, 1970, 15: 395-402.
- [7] 福建鱼类志编写组, 福建鱼类志(上卷)[M]. 福州: 福建科学技术出版社, 1984.
- Fishes of Fijian Province Editorial Subcommittee. The fishes of Fujian Province (Part I) [M]. Fuzhou: Fujian Science and Technology Press, 1984.
- [8] 陈宜瑜. 中国动物志·鲤形目·中卷[M]. 北京: 科学出版社, 1998: 208-223.
- Chen Y Y. Fauna Sinica, Osteichthyes Cypriniformes II [M]. Beijing: Science Press, 1998: 208-223.
- [9] Xiao W H, Zhang Y P, Liu H Z. Molecular systematics of Xenocyprinae (Teleostei: Cyprinidae): taxonomy, biogeography and coevolution of a special group restricted in East Asia [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2001, 8: 163-173.
- [10] 曹丽琴, 孟庆闻. 中国鲴亚科鱼类同工酶和骨骼特征及系统演化的探讨[J]. 动物分类学报, 1992, 17(3): 366-376.
- Cao L Q, Meng Q W. Studies on isozymes, skeleton characters of the Xenocyprinae fishes of China and discussion on systematic evolution [J]. Acta Zootaxonmica Sinica, 1992, 17(3): 366-376.
- [11] Liu H Z. Mitochondrial DNA sequence variations and systematics of the genus *Distoechodon* (Teleostei: Cyprinidae) [J]. Journal of Applied Ichthyology, 2002, 18: 181-184.
- [12] Zhao Y H, Kullander F, Kullander S O, et al. A review of the genus *Distoechodon* (Teleostei: Cyprinidae) and description of a new species [J]. Environmental Biology of Fishes, 2009, 86: 31-44.
- [13] 单乡红. 扁圆吻鲷下咽齿的个体发生及替换规律[J]. 水生生物学报, 2001, 25(1): 42-49.
- Shan X H. Development and replacement of pharyngeal teeth in the cyprinid fish, *Distoechodon compressus* [J]. Acta Hydrobiologia Sinica, 2001, 25(1): 42-49.
- [14] 陈元元, 林炳明, 王卫民, 等. 扁圆吻鲷形态特征及生化遗传特性分析[J]. 安徽农业科学, 2021, 49(2): 77-80, 114.
- Chen Y Y, Lin B M, Wang W M, et al. Morphological and biochemical genetic characteristics of *Distoechodon compressus* [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2021, 49(2): 77-80, 114.
- [15] 林炳明. 连城扁圆吻鲷与其他鲴类的形态特征区别[J]. 江西水产科技, 2020, 6: 17-19.
- Lin B M. The differences of morphological characteristics between *Distoechodon compressus* and other species from subfamily Xenocyprinae [J]. Jiangxi Fishery Science and Technology, 2020, 6: 17-19.
- [16] 肖武汉, 张亚平. 鱼类线粒体DNA的遗传与进化[J]. 水生生物学报, 2000, 24(4): 384-391.
- Xiao W H, Zhang Y P. Genetics and evolution of mitochondrial DNA in fish [J]. Acta Hydrobiologia Sinica, 2000, 24(4): 384-391.
- [17] Larkin M A, Blackshields G, Brown N P, et al. Clustal W and Clustal X version 2.0 [J]. Bioinformatics Applications Note, 2007, 23(21): 2947-2948.
- [18] Gouy M, Guindon S, Gascuel O. SeaView version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building [J]. Molecular Biology and Evolution, 2010, 27(2): 221-224.
- [19] 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.
- [20] Rozas J, Ferrer-Mata A, Sanchez-DelBarrio J C, et al. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets [J]. Molecular Biology and Evolution, 2017, 34(12): 3299-3302.
- [21] Kalyaanamoorthy S, Minh B Q, Wong T K F, et al. Modelfinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates [J]. Nature Methods, 2017, 14: 587-589.
- [22] Nguyen L, Schmidt H A, von Haeseler A, et al. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies [J]. Molecular Biology and Evolution, 2014, 32(1): 268-274.
- [23] Ronquist F, Teslenko, van der Mark P, et al. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference

- and model choice across a large model space [J]. *Systematic Biology*, 2012, 61(3): 539-542.
- [24] Letunic I, Bork P. Interactive Tree of Life (iTOL) v5: an online tool for phylogenetic tree display and annotation [J]. *Nucleic Acids Research*, 2021, 49: W293-W296.
- [25] Bandelt H J, Forster P, Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1999, 16(1): 37-48.
- [26] 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.
- [27] Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism [J]. *Genetics*, 1989, 123: 585-595.
- [28] Fu Y X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection [J]. *Genetics*, 1997, 147: 915-925.
- [29] Korneliusen T S, Moltke I, Albrechtsen A, *et al.* Calculation of Tajima's D and other neutrality test statistics from low depth next-generation sequencing data [J]. *BMC Bioinformatics*, 2013, 14: 289.
- [30] 俞丹, 张智, 张健, 等. 基于 Cyt *b* 基因的雅鲁藏布江下游墨脱江段及察隅河墨脱裂腹鱼的遗传多样性及种群历史动态分析[J]. *水生生物学报*, 2019, 43(5): 923-930.
- Yu D, Zhang Z, Zhang J, *et al.* Genetic diversity and population demography of *Schizothorax molesworthi* from the Motuo area of lower reaches of the Yarlung Zangbo River and Lohit River [J]. *Acta Hydrobiologia Sinica*, 2019, 43(5): 923-930.
- [31] 王雪, 唐琼英, 刘飞, 等. 赤水河两种荷马条鳅属鱼类的遗传多样性及谱系生物地理学过程分析[J]. *水生生物学报*, 2017, 41(2): 356-362.
- Wang X, Tang Q Y, Liu F, *et al.* Genetic diversity and phylogeography of two *Homatula* species (Teleostei: Nemacheilidae) in the Chishui River [J]. *Acta Hydrobiologia Sinica*, 2017, 41(2): 356-362.
- [32] Vrijenhoek R C. Genetic diversity and fitness in small population [J]. *Conservation Genetics*, 1994, 68: 37-53.
- [33] 胡玉婷, 杨少荣, 黎明政, 等. 鄱阳湖及邻近水系银鲴的种群分化研究[J]. *四川动物*, 2012, 31(5): 696-703.
- Hu Y T, Yang S R, Li M Z, *et al.* Population differentiation of *Xenocypris argentea* in Poyang Lake and adjacent drainages [J]. *Sichuan Journal of Zoology*, 2012, 31(5): 696-703.
- [34] 乔德亮, 何晓梅, 韦传宝, 等. 细鳞斜颌鲴(*Plagiognathops microlepis*)三个群体线粒体 Cyt *b* 基因的遗传变异[J]. *湖泊科学*, 2011, 23(5): 813-820.
- Qiao D L, He X M, Wei C B, *et al.* Genetic variation of mt DNA-Cyt *b* gene in three populations of *Plagiognathops microlepis* [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2011, 23(5): 813-820.
- [35] 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(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.
- [36] 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.
- Li W J, Wang H S, Liu H Z, *et al.* Genetic diversity and population demographic history of *Hemiculterella sauvage* in the Chishui River [J]. *Acta Hydrobiologia Sinica*, 2018, 42(1): 106-113.
- [37] Wang H, Wang T, Li W, *et al.* The genetic diversity, individual relatedness and possible mating system of an isolated population of the cyprinid species *Megalobrama pellgrini* in upper reaches of the Changjiang (Yangtze) River, China [J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2019, 37(3): 1042-1050.
- [38] Wright S. The interpretation of population structure by *F*-statistics with special regard to systems of mating [J]. *Evolution*, 1965, 19(3): 395-420.
- [39] 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: 415-426.
- [40] Tang K L, Agnew M K, Hirt M V, *et al.* Limits and phylogenetic relationships of East Asian fishes in the subfamily Oxygastrinae (Teleostei: Cypriniformes: Cyprinidae) [J]. *Zootaxa*, 2013, 3681(2): 101-135.
- [41] 何舜平, 刘焕章, 陈宜瑜, 等. 基于细胞色素 *b* 基因序列的鲤科鱼类系统发育研究(鱼纲: 鲤形目)[J]. *中国科学C辑·生命科学*, 2004, 34(1): 96-104.
- He S P, Liu H Z, Chen Y Y, *et al.* Phylogenetic analysis of cyprinid fishes based on mitochondrial cytochrome *b* gene sequences [J]. *Science in China Series C*, 2004, 34(1): 96-104.
- [42] Cheng P, Yu D, Tang Q, *et al.* Macro-evolutionary patterns of East Asian opsariichthyin-xenocyprinid-cultrid fishes related to the formation of river and river-lake environments under monsoon climate [J]. *Water Biolo-*

- gy and Security, 2022, 1(2): 100036.
- [43] Wang X, Liu F, Yu D, *et al.* Mitochondrial divergence suggests unexpected high species diversity in the opsariichthine fishes (Teleostei: Cyprinidae) and the revalidation of *Opsariichthys macrolepis* [J]. Ecology and Evolution, 2019, 9: 2664-2677.
- [44] Liu N, Gu H, Cheng X, *et al.* The complete mitochondrial genome sequence of *Xenocypris fangi* [J]. Mitochondrial DNA Part B, 2021, 6(3): 1200-1201.
- [45] 欧阳美, 张晓宇, 张富铁, 等. 基于 Cyt *b* 基因序列的长江中上游草鱼野生和养殖群体遗传多样性比较研究 [J]. 淡水渔业, 2021, 51(4): 65-74.
- Ouyang M, Zhang X Y, Zhang F T, *et al.* Comparative studies on the genetic diversity of grass carp wild and cultured populations in the upper and middle reaches of the Yangtze River based on the mitochondrial Cyt *b* gene sequences [J]. Freshwater Fisheries, 2021, 51(4): 65-74.
- [46] Fernando A, Patrick D, Edward B, *et al.* Bottlenecks and genetic changes in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) stocks introduced in the Subantarctic Kerguelen Islands [J]. Aquaculture, 2004, 237: 103-116.
- [47] 王伟. 翘嘴鲌(*Culter alburnus*)群体遗传多样性及鲃亚科鱼类系统发生的研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2007.
- Wang W. Study on population genetic diversity of *Culter alburnus* and phylogeny of Cultrinae [D]. Shanghai: East China Normal University, 2007.
- [48] Aina H R, Audun S, Oystein S, *et al.* Genetic variability in wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) strains estimated by SNP and microsatellites [J]. Aquaculture, 2006, 253: 229-237.

□

(编辑: 张丽红)