文章编号：1004－2490(2021)02－0149－11

基于线粒体控制区的江苏湖鲚群体遗传多样性和遗传结构分析

李大命，唐晟凯，刘燕山，谷先坤，殷稼雯，
蒋琦辰，朱 凛，李春宁，张彤晴，潘建林
（江苏省淡水水产研究所，江苏省内陆水域渔业资源重点实验室，南京 210017）

摘 要：为掌握江苏省重要湖泊湖鲚（*Coilia nasus taihuensis*）群体的遗传多样性和遗传结构，利用线粒体控制区（D-loop）全序列分析了6个湖泊（太湖、滆湖、高邮湖、白马湖、洪泽湖和骆马湖）湖鲚野生群体的遗传多样性水平和群体分化情况。结果表明，6个群体共214尾样本的D-loop序列中，共发现103个变异位点，92种单倍型。6个群体的单倍型多样性为0.726～0.951，核苷酸多样性为0.005 52～0.010 36，6个群体整体的单倍型和核苷酸多样性分别为0.857和0.007 29，表明湖鲚群体的遗传多样性较高，且符合高单倍型多样性和低核苷酸多样性特点。分子方差分析（AMOVA）结果表明，群体间变异百分比为6.20%，群体内变异百分比为93.80%，说明遗传变异主要来自群体内部。群体总的遗传分化系数（F_{st}）为0.061 99（$P<0.01$），两两群体间的F_{st}显示，滆湖群体与其他群体间存在极显著的遗传分化（$P<0.001$），而其他群体间无显著分化（$P>0.05$）。单倍型分子系统进化树和网络进化图显示，6个群体的单倍型形成了2个谱系，但谱系组成与群体地理分布无相关性。中性检验分析结果显示，湖鲚群体进化过程中经历过种群扩张，扩张时间大约发生在0.089～0.160百万年前。研究结果表明，湖鲚群体具有较高的遗传多样性，滆湖群体与其他群体具有极显著的遗传分化，且拥有多个独享单倍型，应将滆湖群体单独作为一个管理单位，其他5个群体作为一个整体进行管理和利用。

关键词：湖鲚；线粒体控制区；遗传多样性；遗传结构
中图分类号：Q 349 **文献标志码**：A

鱼类线粒体DNA（mitochondrial DNA，mtDNA）呈共价闭合环装，是细胞核外具自主复制、转录和翻译能力的遗传因子。与核DNA相比，鱼类mtDNA具有分子小、结构简单、进化速度快、遗传相对独立和母系遗传等特点，是一个相对独立的复制单位[1-2]，也是鱼类分子群体遗传学和系统学研究中常用的分子标记。控制区（displacement loop region，D-loop）是mtDNA上的一段非编码区，其在整个mtDNA中是碱基突变和长度变异最大、进化速度最快的序列，较适合用于鱼类种群遗传多样性和遗传结构分析[3-4]。采用线粒体D-loop序列作为分子标记，用于分析多种鱼类的遗传多样性和遗传结构，可为渔业资源保护及合理利用提供重要依据[5-7]。

目前大部分鱼类群体遗传学研究对象主要集中在经济鱼类或者濒危鱼类，而对经济价值相对偏低的小型鱼类的研究常被忽视[8]。湖鲚（*Coilia nasus taihuensis*）隶属于鲱形目，鳀科，鲚属，是我国常见的一种小型鱼类，一般认为其是洄游性刀鲚的湖泊定居生态型，主要分布在通江的江河及其附属湖泊，终生生活在江河及湖中，

收稿日期：2020－09－01
基金项目：江苏省水生生物资源重大专项（ZYHB16-3）；江苏省海洋与渔业资源环保项目（ZYHJ2018-2）
作者简介：李大命（1981—），男，河南驻马店人，博士，副研究员，从事渔业资源与环境研究。E-mail：ldm8212@126.com
通信作者：张彤晴，研究员，E-mail：zhtq3@126.com；潘建林，研究员，E-mail：Jianlinpan2006@126.com

不进行生殖洄游,在生态习性和形态上与洄游型刀鲚有一定差别[9-10]。湖鲚游泳迅速,拓殖能力强,具有性成熟早、繁殖率高、食性广等优势,近十年来湖鲚种群数量大幅增加,已成为湖泊鱼类群落的绝对优势种群,在维持湖泊生态系统的稳定中占据重要地位,能对湖泊的整个渔业资源及水质环境起到指示作用[11-15]。湖鲚作为湖泊渔业资源的重要捕捞对象,同时面临着资源过度开发利用、种群结构低龄化等亟待解决的问题[16-17]。而迄今有关湖鲚的研究主要集中在生长、年龄、食性等基础生物学方面[16,18-21],遗传学资料相对较少。

江苏省位于长江、淮河下游,湖泊众多,渔业资源丰富,是我国湖鲚资源的重要分布区。湖鲚是江淮下游附属湖泊太湖、洪泽湖鱼类群落中的优势种,也是渔业生产中重要的利用对象[12-13,15]。迄今,对太湖、洪泽湖湖鲚遗传多样性已有报道[10,22-25],但尚缺乏对江淮下游流域湖泊湖鲚遗传结构及其分布格局的系统研究。本研究以线粒体 D-loop 全序列为分子标记,对长江流域的太湖、滆湖和淮河流域的高邮湖、白马湖、洪泽湖和骆马湖共 6 个湖鲚群体的遗传多样性、遗传结构及进化历史进行分析,以期为湖鲚种质资源科学管理和合理利用提供重要依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集和处理

用刺网采集太湖(TH)、滆湖(GH)、高邮湖(GYH)、白马湖(BMH)、洪泽湖(HZH)和骆马湖(LMH)共 6 个湖泊的湖鲚样本,采样时间为 2016 年 10 月至 2018 年 10 月。将样本用无水乙醇固定,带回实验室放入冰箱中保存备用。采样位置及样本基本的信息见图 1 和表 1。

1.2 基因组 DNA 的提取

取样品的肌肉组织用于基因组 DNA 的提取。购买宝日医生物技术(北京)有限公司的广谱型基因组 DNA 小量试剂盒提取总 DNA,将 DNA 溶于去离子水中。用琼脂糖凝胶电泳和分光光度计检测 DNA 的完整性和浓度,置 DNA 于 -20 ℃保存备用。

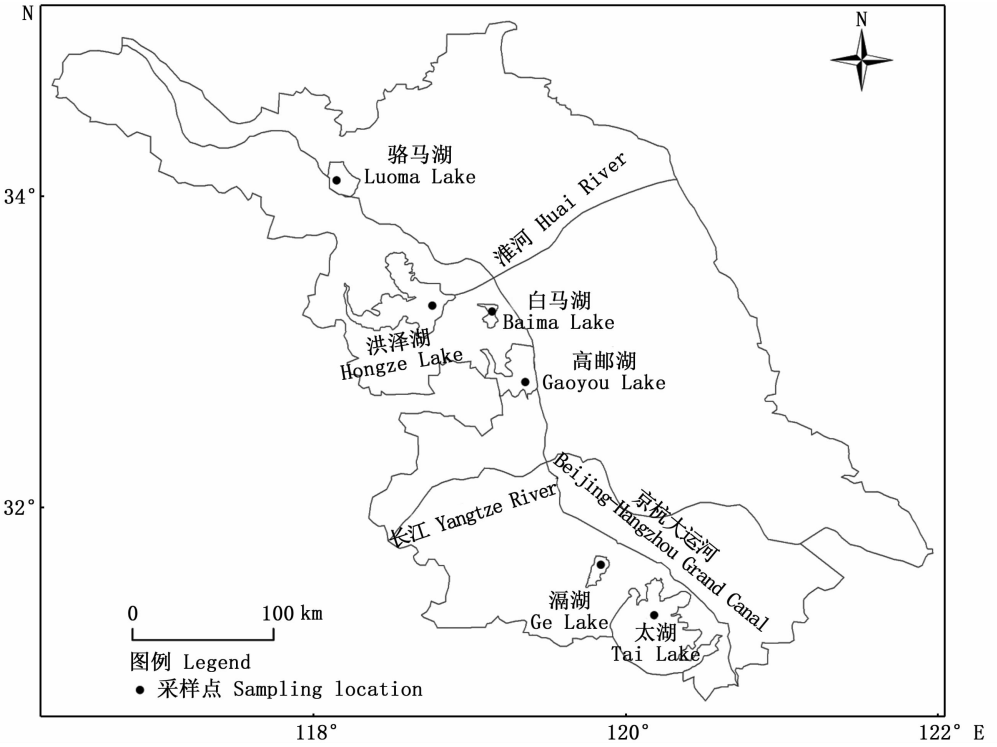

图 1 湖鲚样本采样点位置

Fig. 1 Sampling location of *Coilia nasus taihuensis* samples

表 1　基于线粒体 D-loop 序列的湖鲚群体的遗传多样性参数

Tab. 1　Genetic diversity parameters of *C. nasus taihuensis* based on mtDNA D-loop sequences

群体 Population	样本数 Number	变异位点 Variable sites	单倍型(数量) Haplotypes (Number)	单倍型多样性 Haplotype diversity	核苷酸多样性 Nucleotide diversity	平均核苷酸差异数 Average number of nucleotide differences
太湖(TH) Tai Lake	30	40	H1(7),H10(1),H11(1),H12(1),H13(1),H14(1),H15(1),H18(5),H19(1),H20(1),H21(1),H33(1),H55(1),H56(1), H57(1),H58(1),H59(1),H60(1),H66(1), H72(1)	0.929	0.005 94	8.708
滆湖(GH) Ge Lake	31	43	H1(6),H7(1),H16(1),H28(1),H31(1),H40(1),H54(1),H61(1),H75(1),H76(1),H77(1),H78(1),H79(1),H80(2),H81(1),H82(1),H83(1),H84(2),H85(1),H86(1),H87(4)	0.951	0.010 36	12.669
高邮湖(GYH) Gaoyou Lake	40	44	H1(21),H2(1),H5(1),H9(1),H17(1),H22(1),H29(1),H37(1),H45(2),H48(1),H51(2),H54(1),H68(1),H71(1),H73(1),H87(1),H88(1),H91(1)	0.728	0.005 56	6.714
白马湖(BMH) Baima Lake	40	50	H1(11),H3(2),H4(4),H6(1),H23(1),H27(1),H30(1),H32(1),H35(1),H39(2),H41(1),H42(1),H45(1),H47(1),H48(1),H49(1),H50(1),H62(2),H64(1),H67(1),H69(1),H90(1),H91(1),H92(1)	0.918	0.006 38	7.558
洪泽湖(HZH) Hongze Lake	40	43	H1(21),H5(1),H26(2),H37(1),H38(1),H39(1),H45(2),H46(1),H48(1),H51(1),H53(1),H62(1),H63(1),H65(1),H70(1),H88(2),H89(1)	0.726	0.005 52	6.683
骆马湖(LMH) Luoma Lake	33	42	H1(14),H8(1),H24(1),H25(1),H34(1),H35(1),H36(1),H39(1),H42(1),H43(1),H44(1),H45(3),H52(1),H63(1),H74(1),H88(3)	0.816	0.006 02	7.477
总计 Total	214	103	92	0.857	0.007 29	8.000

1.3　PCR 扩增与测序

湖鲚线粒体 D-loop 区序列的上游引物为 DF1(5′-CTAACTCCCAAAGCTAGAATTCT-3′),下游引物为 DR2(5′-ATCTTAGCATCTTCAGTG-3′)[26],引物由上海生工生物工程技术有限公司合成。PCR 扩增反应总体积为 50 μL:10 × PCR Buffer 5 μL,5 U · μL^{-1} *Taq* DNA 聚合酶 0.4 μL,0.25 mmol · L^{-1} dNTP 4 μL,10 μmol · L^{-1} 上下游引物各 2 μL,DNA 模板 1.5 μL, 加超纯水至总体积 50 μL。PCR 扩增程序为: 94 ℃ 预变性 4 min;94 ℃ 40 s,55 ℃ 50 s,72 ℃ 60 s,35 个循环;72 ℃延伸 10 min, 4 ℃保存。

PCR 产物经琼脂糖凝胶电泳检测和纯化后,送至上海生工生物工程技术有限公司进行正反双向测序。

1.4　数据处理和分析

采用 BioEdit 7.0 软件读取 D-loop 序列,并对序列进行编辑和拼接,利用 ClustalX 1.83 软件对 D-loop 序列进行比对和排序;采用 Mega 7.0 软件统计序列碱基组成和变异位点,并基于 Kimura 双参数模型计算群体间的遗传距离,采用邻接法(neighbour-joining method, NJ)构建单倍型系统进化树,经 1 000 次重复抽样检测其置信度;采用 DnaSP 5.1 软件确定序列的单倍型、单倍型多样性、核苷酸多样性及平均核苷酸差异数等参数;应用 Arleqin 3.5 软件进行分子方差分析(AMOVA),评估群体间的遗传变异情况,利用遗传分化指数 F_{st} 来评价两两群体间的遗传差异,通过 1 000 次重抽样来检查两两群体间的 F_{st} 显著性。进行 Tajima's *D* 和 Fu's F_s 中性检验和错配分析,推测种群的历史动态。利用 Network 5.0 软件构建单倍型最小网络图,分析单倍型间的进化关系。

2　结果与分析

2.1　湖鲚 D-loop 序列变异和群体遗传多样性

本研究共获得 214 条湖鲚的线粒体 D-loop 全序列,长度为 1 214 bp 至 1 328 bp。214 条序

列共发现 103 个变异位点,其中简约信息位点 56 个,单一信息位点 47 个,存在 5 处插入/缺失序列。转换位点 13 个,颠换位点 4 个,转换/颠换比为 3.5。6 个群体的控制区序列的碱基组成相似,A、C、T 和 G 的平均含量分别为 33.3%、19.1%、33.4% 和 14.3%,碱基 A + T 的含量(66.6%)远大于 G + C 的含量(33.4%),体现出明显的 AT 碱基偏好性和典型的反 G 偏倚,吻合大多数脊椎动物线粒体 DNA 碱基组成特征[27]。

6 个湖鲚群体 214 尾样本共检出 92 种单倍型(H1 ~ H92),其中太湖群体有 20 种单倍型,滆湖群体有 21 种单倍型,高邮湖群体有 18 种单倍型,白马湖群体有 24 种单倍型,洪泽湖群体有 17 种单倍型,骆马湖有 16 种单倍型(表 1)。H1 是 6 个群体的共享单倍型,H5 是洪泽湖和高邮湖群体的共享单倍型,H35 和 H42 是白马湖和骆马湖群体的共享单倍型,H37 和 H51 是高邮湖和洪泽湖群体的共享单倍型,H39 是白马湖、洪泽湖和骆马湖群体的共享单倍型,H45 是高邮湖、白马湖、洪泽湖和骆马湖群体的共享单倍型,H48 是高邮湖、白马湖和洪泽湖群体的共享单倍型,H54 和 H87 是高邮湖和滆湖群体的共享单倍型,H62 是白马湖和洪泽湖群体的共享单倍型,H63 是洪泽湖和骆马湖群体的共享单倍型,H88 是高邮湖、洪泽湖和骆马湖群体的共享单倍型,H91 是高邮湖和白马湖群体的共享单倍型,其他单倍型都是群体的独有单倍型。

6 个群体的单倍型多样性为 0.726 ~ 0.951,核苷酸多样性为 0.005 52 ~ 0.010 36,6 个群体整体的单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 0.857 和 0.007 29(表 1)。可以看出,湖鲚群体具有丰富的遗传多样性,且湖鲚多样性呈现出高单倍型多样性和低核苷酸多样性特点。

2.2 湖鲚群体遗传结构

6 个群体间的遗传距离在 0.005 45 至 0.011 74之间变化,其中太湖与滆湖群体间的遗传距离最大,高邮湖与洪泽湖群体间的遗传距离最小(表 2)。6 个群体间的遗传分化系数 F_{st} 值在 -0.022 05 至 0.192 21 之间,其中长江流域的太湖和滆湖群体间的 F_{st} 值最大,而淮河流域的 4 个群体间 F_{st} 值较小(-0.022 05 ~ 0.043 91)。统计检验结果显示,滆湖群体与其他 5 个群体间有极显著的遗传分化($P < 0.001$),其他 5 个群体间没有显著的遗传差异($P > 0.05$)(表 2)。

分子方差分析(AMOVA)结果显示,群体间分子变异占比为 6.20%,群体内分子变异占比为 93.80%,说明分子变异主要发生在群体内。群体总的遗传分化系数 F_{st} 值为 0.061 99,且统计检验具有极显著性差异,说明群体间出现了显著遗传差异(表 3)。将 6 个群体按水系划分为长江流域组(太湖和滆湖群体)和淮河流域组(高邮湖、白马湖、洪泽湖和骆马湖群体),对 2 组群进行分子方差分析,结果显示,组间分子变异占比为 1.76%,组内群体间分子变异占比为 5.28%,群体内分子变异占比为 92.96%。组间的遗传分化系数值 F_{ct} 为 0.017 56,统计检验结果无显著性差异;组内群体间的遗传分化系数值 F_{sc} 值为 0.057 36,群体内的 F_{st} 值为 0.070 38,且统计检验均具有极显著性差异,表明组内群体间及群体内出现显著遗传分化(表 3)。

表 2 湖鲚群体间遗传距离(对角线下)及遗传分化系数(对角线上)

Tab. 2 Genetic distiances (below diagonal) and F_{st} (above diagonal) among *C. nasus taihuensis* populations

群体 Population	太湖(TH) Tai Lake	滆湖(GH) Ge Lake	高邮湖(GYH) Gaoyou Lake	白马湖(BMH) Baima Lake	洪泽湖(HZH) Hongze Lake	骆马湖(LMH) Luoma Lake
太湖(TH) Tai Lake	—	0.192 21**	0.012 71	0.044 66	0.012 16	0.013 02
滆湖(GH) Ge Lake	0.011 74	—	0.166 94**	0.112 52**	0.177 73**	0.135 48**
高邮湖(GYH) Gaoyou Lake	0.006 35	0.010 51	—	0.038 40	-0.022 05	-0.014 39
白马湖(BMH) Baima Lake	0.006 75	0.010 87	0.005 96	—	0.043 91	0.006 84
洪泽湖(HZH) Hongze Lake	0.006 36	0.010 45	0.005 45	0.005 93	—	-0.013 18
骆马湖(LMH) Luoma Lake	0.006 59	0.010 57	0.005 71	0.006 18	0.005 69	—

注:** 表示 $P < 0.01$

Note: ** indicates $P < 0.01$

表 3　湖鲚群体的分子方差分析结果

Tab. 3　Results of analysis of molecular variance (AMOVA) of *C. nasus taihuensis* populations

变异来源 Source of variation		自由度 df	方差总和 Sum of squares	变异组分 Variance component	变异贡献率 Percentage of variation	遗传分化指数 Fixation index
AMOVA (未分组) Ungrouped	群体间 Among population	5	380.906	1.502 92Va	6.20	F_{st} = 0.061 99**
	群体内 Within population	208	4 730.337	22.742 00Vb	93.80	
AMOVA (按流域分组) Group by area	组间 Among groups	1	102.571	0.429 54Va	1.76	F_{ct} = 0.017 56
	组内群体间 Populations within groups	4	278.335	1.292 17Vb	5.28	F_{sc} = 0.057 36**
	群体内 Within populations	208	4 730.337	22.742 00Vc	92.96	F_{st} = 0.070 38**

注:** 表示 $P<0.01$。Va:组间变异组分;Vb:群体间变异组分;Vc:群体内变异组分

Note: ** indicates $P<0.01$. Va: variance components among groups; Vb: variance components among populations; Vc: variance components within population

2.3　湖鲚单倍型系统树和网络进化图

以邻接法构建单倍型系统发育树(图 2),结果显示,6 个湖鲚群体可以划分为 2 个较大的谱系,其中谱系 1 由单倍型 H1 至 H74 组成,谱系支持率小于 50%;谱系 2 由单倍型 H75 至 H92 组成,谱系支持率为 76%。可以看出,同一群体的单倍型没有聚集为单系,而是分散在两个谱系中,说明还没有出现群体的谱系分化。

以中接法构建了湖鲚各单倍型进化网络图(图 3),整个网络图呈非典型的星状结构,单倍型 H1 是 6 个群体的共享单倍型,也是数量最多的单倍型,位于网络进化图的中心,推测可能为群体的祖先单倍型。该单倍型关系图支持系统发育树结果,单倍型形成了 2 个进化分支,各单倍型相互散布在 2 分支中,未形成明显的系统地理格局。

2.4　湖鲚群体的历史动态

对 6 个湖鲚群体进行 Tajima's D 和 Fu's F_s 中性检验,并估算群体的扩张时间(表 4)。结果显示,滆湖群体的 Tajima's D 和 Fu's F_s 检验均为负值,但并未达到显著水平($P>0.05$);其他群体的 Tajima's D 和 Fu's F_s 检验均为负值,但 Tajima's D 检验未达到显著水平($P>0.05$),Fu's F_s 检验达到显著水平($P<0.05$);将 6 个群体作为一个整体进行分析,结果表明 Tajima's D 和 Fu's F_s 检验均为负值,并达到显著水平($P<0.05$)。上述结果表明,太湖、高邮湖、白马湖、洪泽湖和骆马湖群体及湖鲚整体经历了种群扩张。根据群体的扩张参数 Tau,以线粒体控制区的变异速率每百万年变异 15% ~20% 推算[28],可估算出湖鲚群体扩张时间 T 发生在 0.089 ~0.160 百万年前的更新世晚期。

3　讨论

3.1　湖鲚群体遗传多样性

遗传多样性是生物多样性的核心,是物种适应复杂环境、维持生存与进化的重要基础。研究物种的遗传多样性水平、形成机制及分布格局,可以揭示物种的进化历程,准确评价种群的生存、扩张及环境适应能力。在众多的分子标记中,线粒体 DNA 具有诸多优势,是种群遗传研究的首选分子标记[29],而单倍型多样性(h)和核酸多样性(π)是衡量某一物种遗传多样性的 2 个常用指标[30]。

本研究应用 mtDNA D-loop 区序列对江苏省 6 个湖泊湖鲚群体遗传多样性进行分析,结果表明,6 个湖鲚群体的单倍型多样性为 0.726 ~ 0.951,核苷酸多样性为 0.005 52 ~ 0.010 36,6 个群体总的单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 0.857 和 0.007 29,且核苷酸多样性与平均核苷酸差异数变化趋势一致。有文献[24]报道 4 个湖泊(太湖、巢湖、鄱阳湖和洞庭湖)湖鲚群体的单倍型多样性为 0.993 ~1.000,核苷酸多样性为 0.006 2 ~0.011 5,本研究结果与其相一致,说明湖鲚群体的遗传多样性比较丰富,对环境的适应能力及进化潜力较大。另外,湖鲚游泳迅速,拓殖能力强,且具有性成熟早、繁殖率高、食性广等优势,以致其野生资源量急剧增加,形成了数量庞大的群体,成为湖泊鱼类群落中的优势种群,并对渔业资源及生态环境产生了重要影响[11-15]。依据 GRANT 和 BOWEN[28]提出的海洋鱼类 4 种遗传多样性模式来划分,湖鲚群体属

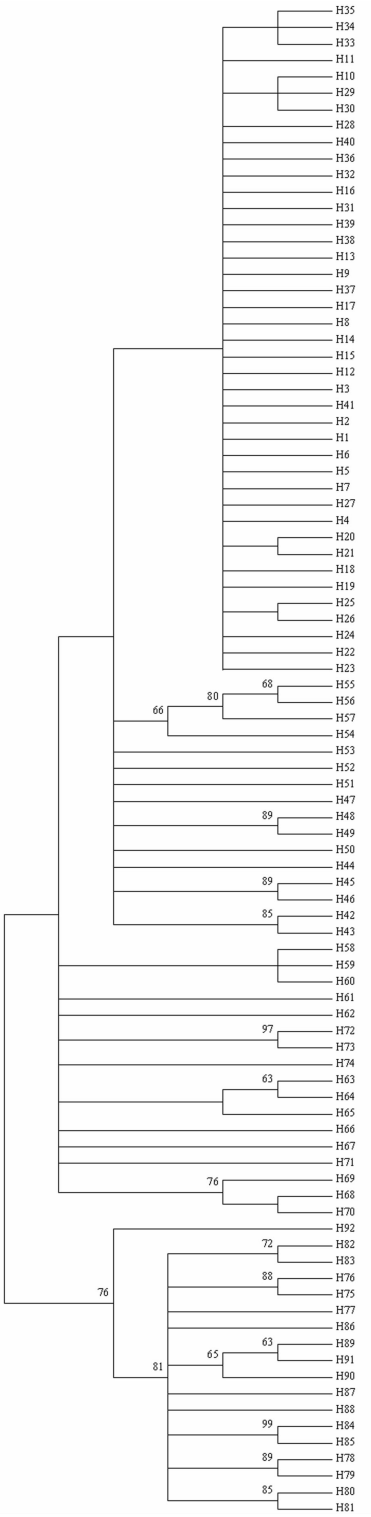

图 2 基于 D-loop 序列构建的湖鲚单倍型系统树

Fig. 2 Phylogenetic tree of *C. nasus taihuensis* haplotypes based on D-loop sequences

于第二种类型(高 h 低 π),说明湖鲚群体易受环境变化的影响,经历过快速的扩张期,种群数量大幅增多,碱基的突变导致单倍型种类数量和单倍型多样性的增加,而核苷酸多样性没有获得足够的时间积累,这与文献报道的其他地理群体的研究结果一致[23-25, 31]。Tajima's D[32] 和 Fu's F_s[33] 中性检验结果也证明了湖鲚经历了种群扩张,扩张大约发生在 0.089 ~ 0.160 百万年前。湖鲚是一种小型鱼类,生命周期短,性成熟早,属于典型的 r-策略生物[12,18-19],这种生活史特征对群体数量快速增加、高单倍型多样性的形成具有明显的促进作用。

3.2 湖鲚群体遗传结构

遗传分化系数 F_{st} 是衡量群体间遗传分化程度的重要参数,F_{st} 值越大则表示遗传分化程度越大。FREELAND[34] 提出,以 F_{st} 值分别是 0.05、0.15 和 0.25 为临界值指示遗传分化程度。本研究中,群体间的 F_{st} 值统计结果表明,滆湖群体与其他群体间的 F_{st} 值均大于 0.15,且统计检验具有极显著性差异。除滆湖群体外,其他 5 个群体间 F_{st} 值为 -0.022 05 至 0.044 66,且统计检验没有显著性差异。可以得出,滆湖群体与其他群体间具有显著遗传分化,而其他群体间无遗传分化。湖鲚群体总的 F_{st} 值为 0.061 99,且具有极显著性差异,也说明部分群体间出现显著遗传差异。从单倍型系统进化树和网络进化图来看,较多的滆湖群体独享单倍型形成了置信度较高的进化谱系,支持了湖鲚群体的遗传结构。

一般来说,鱼类的遗传分化格局与其分布的水系格局及地理距离密切相关[35-36],并受到多种因素的影响,比如鱼类生活史、环境因素及进化历史等[24,31, 37-38]。本研究结果显示,淮河水系的 4 个湖鲚群体没有出现显著性遗传差异,而长江水系的滆湖和太湖群体出现极显著的遗传分化;太湖群体与淮河水系的 4 个群体没有形成显著性遗传分化,而滆湖群体与淮河水系的 4 个群体形成显著的遗传差异。MA 等[31] 基于线粒体 D-loop 区序列对我国 4 个水系的 10 个湖鲚群体的遗传结构进行分析,发现 10 个群体之间存在遗传差异,基因交流受到限制,水文地理隔离是导致种群遗传分化的主要因素。湖鲚喜集群,且游泳迅速,具有较强的种群扩散能力,有利于群体间的基因交流[12]。另外,水系连通是鱼类扩散和基因交流的重要途径[39]。历史上,太湖与淮河水系的高邮湖、洪泽湖和骆马湖等湖泊通过京杭大运河流通;近年来,通过京杭大运河实施南水北

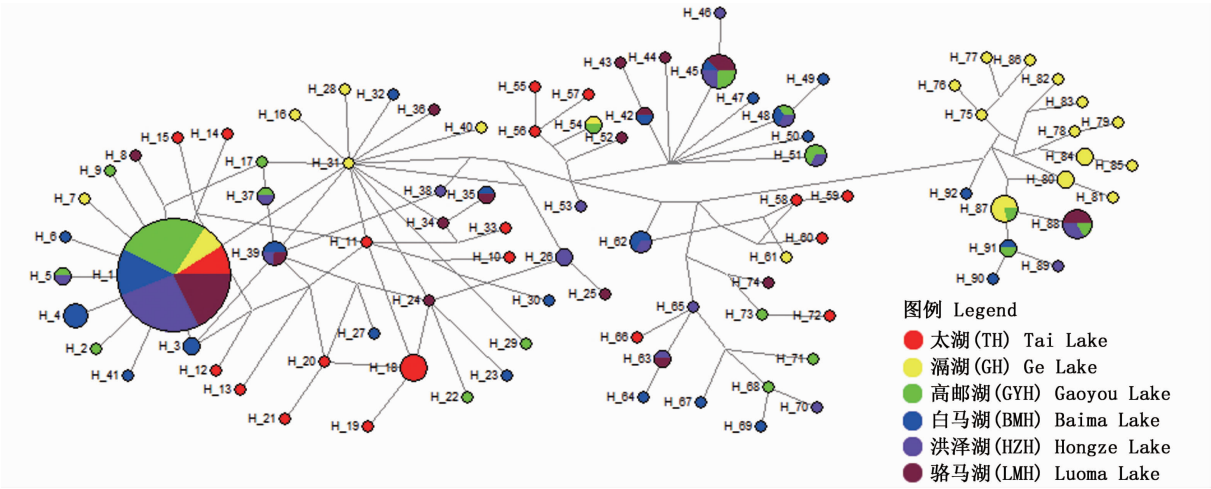

图 3　湖鲚单倍型网络图

Fig. 3　Parsimony network of *C. nasus taihuensis* haplotypes

表 4　基于 D-loop 序列的湖鲚群体中性检验及扩张时间估算

Tab. 4　Statistical tests for neutrality and time of expansion of *C. nasus taihuensis* based on D-loop sequences

群体 Population	中性检验 Neutrality test		群体扩张参数	群体扩张时间
	Tajima's *D*	Fu's F_s	Tau	*T*(Mya)
太湖(TH)Tai Lake	−0.167 51	−1.266 26		
滆湖(GH)Ge Lake	−1.539 50	−2.130 88*	52.4	0.12~0.16
高邮湖(GYH)Gaoyou Lake	−1.439 55	−1.667 99*	48.4	0.11~0.14
白马湖(BMH)Baima Lake	−1.447 26	−1.971 13*	40.7	0.089~0.12
洪泽湖(HZH)Hongze Lake	−1.402 81	−2.093 03*	55.5	0.12~0.16
骆马湖(LMH)Luoma Lake	−1.442 33	−1.639 57*	88.1	0.13~0.17
总体 Total	−1.743 00*	−4.069 98*	45.1	0.10~0.14

注:* 表示 $P<0.05$

Note: * indicates $P<0.05$

调及引江济太等水利措施,均有利于湖泊间湖鲚种群扩散,消除群体间遗传差异[39]。滆湖虽与太湖同属长江水系,距离较近,但可能受堤坝涵闸的阻碍及生态环境差异而形成地理隔离。另外,从群体历史动态来看,除滆湖外的其他 5 个群体受环境影响较大,经历了显著的种群扩张过程,扩张时间约为 0.160 至 0.089 百万年前,这一时期处于更新世晚期,全球气候变化剧烈,历经第四纪冰期和间冰期气候的交替变化,对鱼类生物多样性及分布格局具有重要影响[8, 35-37]。滆湖群体受环境影响较小,种群较为稳定,没有经历显著的种群扩张,滆湖群体的部分个体躲过了不利环境的干扰,经历了长时间相对的稳定进化,与其他群体形成了遗传分化。

3.3　湖鲚资源的管理和利用

作为一种小型鱼类,湖鲚已成为江苏省淡水湖泊鱼类群落中的优势种群,是渔业生产的重要捕捞对象,同时也面临资源过度开发利用、种群组成趋于低龄化等问题。本研究结果显示,江苏省 6 个湖鲚群体的遗传多样性较为丰富,具有高单倍型多态性和低核苷酸多态性的特点。6 个群体中,滆湖群体的遗传多样性水平最高,拥有的独享单倍型最多,且与其他 5 个群体间有极显著的遗传分化,因此,应将滆湖群体单独作为一个进化显著单元进行管理,可建立滆湖湖鲚水产种质资源保护区,保护特有的湖鲚遗传资源;其他 5 个群体作为一个整体进行管理和利用,对其中高邮湖和洪泽湖等遗传多样性较低的群体,应进行重点保护。一方面,需要严格控制湖泊渔业资源的捕捞强度,禁止对湖鲚资源过度开发利用,可通过延长禁渔期、增大渔具网目尺寸及提高开捕年龄来优化湖鲚种群年龄组成。另一方面,可通过适量增殖放流肉食性的翘嘴鲌(*Culter alburnus*)、鳜(*Siniperca chuatsi*)等鱼类,调控湖鲚

种群数量,改善湖泊鱼类群落结构,避免鱼类群落结构小型化,促进湖泊渔业资源可持续健康发展。

参考文献:

[1] 郭新红, 刘少军, 刘 巧, 等. 鱼类线粒体 DNA 研究新进展[J]. 遗传学报, 2004, 31(9): 983 – 1000.
GUO X H, LIU S J, LIU Q, *et al*. New progress on mitochondrial DNA in fish [J]. Acta Genetica Sinica, 2004, 31(9): 983 – 1000.

[2] 陈四海, 区又君, 李加儿. 鱼类线粒体 DNA 及其研究进展[J]. 生物技术通报, 2011(3):13 – 20.
CHEN S H, QU Y Y, LI J E. Mitochondrial DNA and its progresses in fish [J]. Biotechnology Bulletin, 2011,(3):13 – 20.

[3] 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 Hydrobiologica Sinica, 2000, 24(4): 384 – 391.

[4] 谢振宇, 杜继曾, 陈学群, 等. 线粒体控制区在鱼类种内遗传分化中的意义[J]. 遗传, 2006, 28(3): 362 – 368.
XIE Z Y, DU J Z, CHEN X Q, *et al*. The significance of mitochondria control region (D-loop) in intraspecific genetic differentiation of fish [J]. Hereditas, 2006, 28 (3): 362 – 368.

[5] 吕金磊, 章 群, 杨喜书, 等. 基于线粒体控制区的中国南海海域卵形鲳鲹遗传多样性[J]. 海洋渔业, 2017, 39(3):241 – 248.
LV J L, ZHANG Q, YANG X S, *et al*. Genetic diversity of *Trachinotus ovatus* in the South China Sea inferred from mitochondrial DNA control region sequences[J]. Marine Fisheries, 2017, 39(3):241 – 248.

[6] 卢丽锋, 章 群, 杨喜书, 等. 基于线粒体控制区的中国近海绿鳍鱼遗传多样性分析[J]. 海洋渔业, 2018, 40(3): 257 – 264.
LU L F, ZHANG Q, YANG X S, *et al*. Genetic variation of *Chelidonichthys kumu* in the coastal waters of China based on mtDNA control region sequences[J]. Marine Fisheries, 2018, 40 (3): 257 – 264.

[7] 梁述章, 宋 炜, 马春艳, 等. 基于线粒体控制区的中国近海棘头梅童鱼群体遗传结构研究[J]. 海洋渔业, 2019,41(2):138 – 148.
LIANG S Z, SONG W, MA C Y, *et al*. Genetic structures of *Coillichthys lucidus* populations from China coastal waters based on mtDNA control region [J]. Marine Fisheries, 2019, 41(2): 138 – 148.

[8] 范 启, 何舜平. 长江流域鲺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.

[9] 程起群, 李思发. 刀鲚和湖鲚种群的形态判别[J]. 海洋科学, 2004, 28(11): 39 – 43.
CHENG Q Q, LI S F. Morphological discrimination between two populations of *Coilia ectenes* [J]. Marine Sciences, 2004, 28(11): 39 – 43.

[10] 程起群, 温俊娥, 王云龙, 等. 刀鲚与湖鲚线粒体细胞色素 b 基因片段多态性及遗传关系[J]. 湖泊科学, 2006, 18 (4): 425 – 430.
CHENG Q Q, WEN J E, WANG Y L, *et al* . Genetic diversity and genetic differentiation between *Coilia ectenes* and *Coilia ectenes taihuensis* inferred from cytochrome b gene segment sequence of mitochondrial DNA[J]. Journal of Lake Sciences, 2006,18 (4): 425 – 430.

[11] 刘恩生,刘正文,陈伟民, 等. 太湖湖鲚渔获量变化与生物环境间相互关系[J]. 湖泊科学, 2005, 17(4): 340 – 345.
LIU E S, LIU Z W, CHEN W M, *et al*. A study on the changes of lake anchovy (*Coilia ectenes taihuensis*) catches and its mutual relationship to the biological environment in Lake Taihu[J]. Journal of Lake Sciences, 2005, 17(4): 340 – 345.

[12] 倪 勇, 伍汉霖. 江苏鱼类志[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006:203 – 208
NI Y, WU H L. Fishes of Jiangsu Province[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2006:203 – 208.

[13] 何 俊, 谷孝鸿, 白秀玲. 太湖渔产量和结构变化及其对水环境的影响[J]. 海洋湖沼通报, 2009(2): 143 – 150.
HE J, GU X H, BAI X L. Changes of the fish catches and the structure in Taihu Lake and its influence on the environment [J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2009(2):143 – 150.

[14] 毛志刚, 谷孝鸿, 曾庆飞, 等. 太湖鱼类群落结构及多样性[J]. 生态学杂志, 2011, 30(12): 2836 – 2842.

MAO Z G, GU X H, ZENG Q F, *et al*. Community structure and diversity of fish in Lake Taihu[J]. Chinese Journal of Ecology, 2011, 30(12): 2836 – 2842.

[15] 林明利, 张堂林, 叶少文, 等. 洪泽湖鱼类资源现状、历史变动和渔业管理策略[J]. 水生生物学报, 2013, 37(6): 1118 – 1127.
LING M L, ZHANG S T, YE S W, *et al*. Status of fish resources, historical variation and fisheries management strategies in Hongze Lake[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2013, 37(6): 1118 – 1127.

[16] 唐　渝. 太湖湖鲚种群数量变动及合理利用的研究[J]. 水产学报, 1987, 11 (1): 61 – 73
TANG Y. Study on the population dynamic of lake anchovy in Taihu Lake and its rational exploitation [J]. Journal of Fisheries of China, 1987, 11 (1): 61 – 73.

[17] 高春霞, 田思泉, 戴小杰. 淀山湖刀鲚的生物学参数估算及其相对单位补充量渔获量[J]. 应用生态学报, 2014, 25(5):1506 – 1512.
GAO C X, TIAN S Q, DAI X J . Estimation of biological parameters and yield per recruitment for *Coilia nasus taihuensis* in Dianshan Lake, Shanghai, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(5):1506 – 1512.

[18] 唐　渝. 太湖湖鲚生长特征和临界年龄的研究[J]. 生态学杂志, 1986(3): 5 – 9,13.
TANG Y. Study on the growth character and critical age of *Coilia ectenes taihuensis* [J]. Journal of Ecology, 1986 (3): 5 – 9,13.

[19] 孙雪兴,仇延舫. 太湖湖鲚年龄与生长的研究[J]. 海洋与湖沼, 1987, 18(1) :39 – 47.
SUN X X, QIU Y F . Study on the age and growth of lake anhovy in Taihu Lake[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1987, 18(1): 39 – 47.

[20] 鲍传和, 刘恩生, 伍昌俊, 等. 巢湖刀鲚食物组成及渔获量变化的初步分析[J]. 淡水渔业, 2008, 38(6): 19 – 22.
BAO C H, LIU E S, WU C J, *et al*. Preliminary analysis on diet composition of *Coilia ectenes* and changes of its catches in Lake Chaohu [J]. Freshwater Fisheries, 2008, 38(6):19 – 22.

[21] 谷先坤, 张彤晴, 李大命, 等. 江苏典型水域湖鲚食性对比分析[J]. 生态学杂志, 2019, 38(10): 3115 – 3122.
GU X K, ZHANG T Q, LI D M, *et al*. Feeding characteristics of *Colilia nasus taihuensis* in typical waters of Jiangsu Province[J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(10): 3115 – 3122.

[22] 唐文乔, 胡雪莲, 杨金权. 从线粒体控制区全序列变异看短颌鲚和湖鲚的物种有效性[J]. 生物多样性, 2007, 15(3): 224 – 231.
TANG W Q, HU X L, YANG J Q. Species validities of *Coilia brachygnathus* and *C. nasus taihuensis* based on sequence variations of complete mtDNA control region[J]. Biodiversity Science, 2007, 15 (3): 224 – 231.

[23] 杨金权, 胡雪莲, 唐文乔. 长江及其南部邻近水域刀鲚的种群遗传结构及种群历史[J]. 上海水产大学学报, 2008,17(5):513 – 519.
YANG J Q, HU X L, TANG W Q. Genetic structure and population history of *Coia nasus* in Yangtze River and its south adjacent waters [J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2008, 17(5): 513 – 519.

[24] CHENG Q Q, ZHANG Q Y, MA C Y, *et al*. Genetic structure and differentiation of four lake populations of *Coilia ectenes* (Clupeiformes: Engraulidae) based on mtDNA control region sequences[J]. Biochemical Systmatics and Ecology, 2011, 39(4 – 6): 544 – 552.

[25] 李大命, 张彤晴, 唐晟凯, 等. 基于线粒体 Cytb 基因和 D-Loop 区序列的洪泽湖湖鲚遗传多样性分析[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(20): 36 – 39.
LI D M, ZHANG T Q, TANG S K, *et al*. The genetic diveristy of *Coilia nasus* population in Hongze Lake revealed by mtDNA Cytb gene and D-loop sequences[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2018, 46(20): 36 – 39.

[26] 唐文乔, 胡雪莲, 杨金权. 从线粒体控制区全序列变异看短颌鲚和湖鲚的物种有效性[J]. 生物多样性, 2007, 15 (3): 224 – 231.
TANG W Q, HU X L, YANG J Q. Species validities of *Coilia brachygnathus* and *C. nasus taihuensis* based on sequence variations of complete mtDNA control region[J]. Biodiversity Science, 2007, 15 (3): 224 – 231.

[27] BROWN G G, GADALETA G, PEPE G, *et al*. Structural conservation and variation in the D-loop-containing region of vertebrate mitochondrial DNA [J]. Journal of Molecular Biology, 1986,192(3): 503 – 511.

[28] 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.

[29] BOWREN B W, SHANKER K, YASUDA N, *et al*. Phylogeography unplugged: Comparative surveys in the genomic era[J]. Bulletin of Marine Science, 2014, 90(1):13 – 46.

[30] NEIGEL J E, AVISE J *C*. *Application* of a random walk model to geographic distributions of animal mitochondrial DNA variation[J]. Genetics, 1993, 135(4): 1209 – 1120.

[31] MA C Y, CHENG Q Q, ZHANG Q Y. Genetic diversity and demographical history of *Coilia ectenes* (Clupeiformes: Engraulidae) inferred from the complete control region sequences of mitochondrial DNA[J]. Mitochondrial DNA, 2012, 23(5): 396 – 404.

[32] TAJIMA F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism [J]. Genetics, 1989, 123(3): 585 – 595.

[33] FU Y X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection [J]. Genetics, 1997, 147 (2): 915 – 925.

[34] FREELAND J R. Molecular ecology[M]. Chichester: John Wiley & Sons, 2005: 112 – 116.

[35] 赵 亮, 张 洁, 刘志瑾, 等. 乔氏新银鱼基于细胞色素 b 序列的种群遗传结构和种群历史[J]. 生物多样性, 2010, 18(3): 251 – 261.
ZHAO L, ZHANG J, LIU Z J, *et al*. Population genetic structure and demographic history of *Neosalanx jordani* based on cytochrome b sequences [J]. Biodiversity Science, 2010, 18(3): 251 – 261.

[36] 李大命, 唐晟凯, 刘燕山, 等. 基于线粒体 COI 基因序列的江苏省 4 个太湖新银鱼群体遗传多样性分析[J]. 海洋渔业, 2020, 42(3): 277 – 285.
LI D M, TANG S K, LIU Y S, *et al*. Genetic diversity analysis of four *Neosalanx taihuensis* populations in Jiangsu Province based on mitochondrial COI gene sequences [J]. Marine Fisheries, 2020, 42(3): 277 – 285.

[37] 刁 乐, 宋 炜, 蒋科技, 等. 基于线粒体 *COI* 基因序列的东南太平洋茎柔鱼群体遗传结构分析[J]. 海洋渔业, 2020, 42(3): 266 – 275.
DIAO L, SONG W, JIANG K J, *et al*. Population genetic structure of *Dosidicus gigas* based on mitochondrial *COI* gene sequence in the Southeastern Pacific[J]. Marine Fisheries, 2020:42(3): 266 – 275.

[38] 裴丽梅, 宫亚运, 黄柏炎, 等. 基于线粒体 *COI* 的南海北部长棘银鲈遗传多样性分析[J]. 海洋渔业, 2020, 42(3): 256 – 265.
PEI L M, GONG Y J, HUANG B Y, *et al*. Genetive diversity of *Gerres filamentosus* in the northern South China Sea based on mtDNA *COI* sequences [J]. Marine Fisheries, 2020, 42(3): 256 – 265.

[39] 李启秀, 刘 峰, 冷春梅, 等. 基于线粒体 DNA 控制区的南四湖湖鲚(*Coilia ectenes taihuensis*)群体遗传结构和种群扩散[J]. 湖泊科学, 2015, 27 (4): 686 – 692.
LI Q X, LIU F, LENG C M, *et al*. Genetic structure and diffusion of population of *Coilia ectenes taihuensis* in Lake Nansi inferred from the mitochondrial control region[J]. Journal of Lake Sciences, 2015, 27(4): 686 – 692.

Genetic diversity and genetic structure of *Coilia nasus taihuensis* populations in Jiangsu Province based on mtDNA control region sequences

LI Daming, TANG Shengkai, LIU Yanshan, GU Xiankun, YIN Jiawen, JIANG Qichen, ZHU Lin, LI Chunning, ZHANG Tongqing, PAN Jianlin

(*Key Laboratory of Fisheries Resources in Inland Water of Jiangsu Province*, *Freshwater Fisheries Research Institute of Jiangsu Province*, *Nanjing* 210017, *China*)

Abstract: *Coilia nasus taihuensis* is the dominant species in freshwater lake fish community of the lower reaches of the Yangtze River and Huaihe River, and it is also an important fishing target. In order to better understand the genetic diversity and genetic structure of *C. nasus taihuensis* populations in freshwater lakes, we analyzed the genetic variation of mitochondrial DNA loop region among six wild lake populations (Ge Lake, Tai Lake, Gaoyou Lake, Baima Lake, Hongze Lake and Luoma Lake) of *C. nasus taihuensis* in Jiangsu Province. By means of PCR amplification and sequencing, the full length of D-loop sequences were obtained and then used for genetic diversity and genetic structure analysis. A total of 103 variable sites and 92 haplotypes were detected in 214 individuals. The haplotype diversity and nucleotide diversity of six populations varied from 0.726 to 0.951, from 0.005 52 to 0.005 52, respectively. Meanwhile, the haplotype diversity and nucleotide diversity of total populations were 0.857 and 0.007 29, respectively. Results suggested that the haplotype diversity of *C. nasus taihuensis* was high, while the nucleotide diversity was low. AMOVA analysis indicated that 6.20% of the molecular variation occurred between populations, and 93.80% occurred within populations, suggesting that great genetic differentiation existed among certain populations. The genetic differentiation index (F_{st}) value of total populations was 0.061 99 ($P<0.01$), and the pairwise F_{st} values among populations indicated that there was significant genetic differentiation between Ge Lake population and the other five populations, and there was no significant genetic differentiation among the five populations. The neighbor-joining phylogenetic tree and parsimony network of haplotypes indicated that individuls of *C. nasus taihuensis* were divided into two lineages without correlation with geographical populations. The neutrality tests suggested *C. nasus taihuensis* population had undergone population expansion in evolutionary history, and the population expansion appeared in 0.089-0.16 million years ago. The research results showed that the genetic diversity of *C. nasus taihuensis* was abundant in Jiangsu Province. The Ge Lake population owned multiple peculiar haplotypes, and there were significant genetic differences between Ge Lake population and the other five lake populations. So, the Ge Lake population should be managed as an independent unit, and the other five populations should be managed and utilized as a whole unit.

Keywords: *Coilia nasus taihuensis*; mtDNA control region; genetic diversity; genetic structure