

赣江和抚河南方鳅鲇的遗传多样性及遗传结构

马琴^① 张同林^① 欧阳珊^② 吴小平^{②*}

① 南昌师范学院生命科学学院 南昌 330032; ② 南昌大学生命科学学院,
江西省流域生态演变与生物多样性重点实验室 南昌 330047

摘要: 南方鳅鲇 (*Gobiobotia meridionalis*) 是我国特有的一种小型底栖鱼类。本研究利用线粒体 Cyt *b* 基因对赣江巴邱镇江段 55 尾、万安县江段 7 尾和抚河抚州市江段 48 尾共计 110 尾南方鳅鲇样本的遗传多样性和遗传结构进行分析。结果表明, 2 个水系 110 尾南方鳅鲇的 Cyt *b* 基因序列共检测出 45 个单倍型, 单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 0.967 ± 0.006 和 0.0071 ± 0.0002 , 其中, 抚州种群分别为 0.911 ± 0.022 和 0.0043 ± 0.0002 , 巴邱种群分别为 0.950 ± 0.015 和 0.0037 ± 0.0002 , 万安种群分别为 0.810 ± 0.130 和 0.0026 ± 0.0005 。群体遗传分化指数 (F_{st}) 表明, 抚州种群与巴邱种群之间存在高度分化。分子方差分析 (AMOVA) 结果表明, 赣江和抚河南方鳅鲇种群的遗传变异主要来自于种群内部 (68.42%)。南方鳅鲇群体整体遗传多样性较高, 且赣江巴邱种群和抚河抚州种群之间存在高度分化, 建议以局部种群为管理单元, 加强赣江和抚河流域南方鳅鲇的遗传多样性及资源保护。

关键词: 赣江; 抚河; 南方鳅鲇; 遗传多样性; 遗传分化

中图分类号: Q953 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2022) 04-585-10

Genetic Diversity and Population Structure of *Gobiobotia meridionalis* in the Ganjiang River and Fuhe River

MA Qin^① ZHANG Tong-Lin^① OUYANG Shan^② WU Xiao-Ping^{②*}

① School of Life Science, Nanchang Normal University, Nanchang 330032; ② School of Life Science, Nanchang University, Nanchang, Jiangxi Province Key Laboratory of Watershed Ecosystem Change and Biodiversity, Center for Watershed Ecology, Institute of Life Science, Nanchang, Nanchang 330047, China

Abstract: [Objectives] *Gobiobotia meridionalis* is a small-sized bottom-dwelling endemic fish in China. There is still relatively few relevant genetic information for *G. meridionalis*. This study aimed to perform analysis of the genetic diversity and population structure of *G. meridionalis* from the Ganjiang River and Fuhe River. **[Methods]** In this study, we sequenced the cytochrome b (Cyt *b*) gene for 110 individuals of *G. meridionalis* from three geographical populations in the Ganjiang River and the Fuhe River. Population genetic diversity was measured for all samples and sampling groups in the DnaSP 5.0 software. Phylogenetic

基金项目 江西省教育厅科技项目 (No. GJJ191133);

* 通讯作者, E-mail: xpwu@ncu.edu.cn;

第一作者介绍 马琴, 女, 讲师; 研究方向: 鱼类生态学、分子生态学; E-mail: maqindoris@163.com.

收稿日期: 2021-12-13, 修回日期: 2022-04-14 DOI: 10.13859/j.cjz.202204012

analysis of all haplotypes was conducted using the neighbor-joining (NJ) and the maximum likelihood (ML) based on the Kimura 2-parameter distance method in MAGA 7.0. A haplotype network was constructed based on median-joining method in PopART. Pairwise F_{st} values were calculated and analysis of molecular variance (AMOVA) was conducted by Arlequin v3.1. Statistical tests for neutrality analysis, including Tajima's D and Fu's F_s , and nucleotide mismatch distribution were conducted by Arlequin v3.1. **[Results]** A total of 45 haplotypes were identified for 110 individuals of *G. meridionalis*. The haplotype diversity (H_d) and nucleotide diversity (P_1) were 0.967 ± 0.006 and 0.0071 ± 0.0002 , respectively. Haplotype diversity and nucleotide diversity of *G. meridionalis* were 0.911 ± 0.022 and 0.0043 ± 0.0002 in Fuzhou population, 0.950 ± 0.015 and 0.0037 ± 0.0002 in Baqiu population, 0.810 ± 0.130 and 0.0026 ± 0.0005 in Wanan population, respectively (Table 1). Phylogenetic and network topology showed that there was no distinct geographical distribution pattern (Fig. 2, Fig. 3). Genetic differentiation index (F_{st}) indicated high genetic differentiation between Fuzhou and Baqiu populations. Analysis of molecular variance (AMOVA) indicated that genetic variations between different geographical populations in the Ganjiang River and the Fuhe River were mainly within group (Table 2). The neutrality test indicated that the population expansion had occurred in Baqiu population about 0.38 million years ago, and Fuzhou population about 0.63 million years ago (Table 3). **[Conclusion]** The total genetic diversity of *G. meridionalis* is relatively high, but genetic differentiation exists in the Ganjiang and Fuhe population. Therefore, we suggest that the protection of *G. meridionalis* should be divided in the local population.

Key words: Ganjiang River; Fuhe River; *Gobiobotia meridionalis*; Genetic diversity; Genetic differentiation

鄱阳湖是我国第一大淡水湖泊，也是长江仅存的两个自然通江的大型湖泊之一（朱海虹等 1997）。该湖汇纳赣江、抚河、信江、饶河、修水五大河来水，于湖口注入长江（周泉等 2013）。赣江和抚河是鄱阳湖流域的两条重要河流。据记录，赣江流域有土著鱼类 174 种（王子彤等 2021），抚河流域记录有 141 种淡水鱼类（刘世平 1985，傅剑夫等 1996，王生 2020）。因鱼类资源丰富，鱼类多样性程度高，赣江和抚河在维持和补充鄱阳湖流域鱼类资源方面具有重要意义（刘世平 1985，Liu et al. 2017）。

鳅鲇亚科（Goblobotinae）鱼类是东亚特有鱼类，是一类较为特化的小型底栖鲤科（Cyprinidae）鱼类。鳅鲇亚科包括 2 个属，即鳅鲇属（*Gobiobotia*）和异鳃鳅属（*Xenophysogobio*）。南方鳅鲇（*G. meridionalis*）是鳅鲇属的一种，为中国特有，主要分布于珠江水系、长江中游各支流、元江及澜沧江下游（陈宜瑜 1998）。南方鳅鲇与鳅鲇属其他鱼类

显著不同的特征是其腹鳍骨的基突缺失（何舜平 1991）。目前已有少量针对鳅鲇亚科鱼类的研究，但多集中在宜昌鳅鲇（*G. filifer*）（吴强等 2008，田辉伍等 2017，Wang et al. 2020）、异鳃鳅（*X. boulengeri*）（王生等 2012，董薇薇等 2018，Dong et al. 2019）和裸体异鳃鳅（*X. nudicropa*）（曾晓芸等 2015，Dong et al. 2019）等。南方鳅鲇的研究除体长体重关系（Wang et al. 2018）、线粒体全基因组序列的测定（Ma et al. 2021）外，其他方面的研究非常缺乏，特别是遗传多样性及种群历史动态等方面的研究。本研究利用 *Cyt b* 基因研究鄱阳湖流域的赣江和抚河南方鳅鲇的种群遗传多样性，阐明其遗传多样性特征和物种分化历史，以为该物种的保护和管理提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 样本采集

2020 年 7 月至 8 月从赣江巴邱镇江段、万

安县江段和抚河抚州市江段分别采集南方鳅鲇55尾、7尾和48尾，共计110尾。样本采集地及所属水系见图1。从每尾鱼的体右侧分别取3~5g肌肉或鳍条，置于95%的酒精中保存，用于后续实验。

1.2 基因组总DNA提取

采用OMEGA组织DNA提取试剂盒（美国Omega Bio-Tek公司）抽提总DNA，提取方法参考试剂盒的提取流程。采用1.0%的琼脂糖凝胶电泳检测DNA浓度和质量，并将DNA储存于-20℃冰箱中。

1.3 PCR扩增及测序

南方鳅鲇线粒体细胞色素b (Cyt b) 基因的PCR扩增和测序的引物为L14724 (5'-GAC TTG AAA AAC CAC CGT TG-3') 和H15915 (5'-CTC CGA TCT CCG GAT TAC AAG AC-3') (Xiao et al. 2001)。PCR扩增体系为30 μl: ddH₂O 20.85 μl, 10 × buffer 3.0 μl, dNTP (2.5 mmol/L) 1.5 μl, 正反向引物 (10 mol/L) 各0.75 μl, Taq聚合酶 (5 × 10⁶ U/L) 0.15 μl,

模板DNA (50 mg/L) 3 μl。PCR反应程序条件为: 94℃预变性5 min; 94℃变性30 s, 56℃退火1 min, 72℃延伸1 min, 35个循环; 72℃终延伸10 min, 最后于10℃保存10 min。1.0%的琼脂糖凝胶电泳检测PCR产物后, 目的条带清晰的产物送武汉天一华煜基因科技有限公司进行纯化及测序, 为保证所测序列的可靠性, 所有样本均双向测序。

1.4 数据处理与分析

运用Clustal X (Larkin et al. 2007) 软件进行DNA序列比对, 并运用SEAVIEW (Galtier et al. 1996) 程序进行手工校正。利用DnaSP 5.0 软件 (Liorado et al. 2009) 计算单倍型数目 (number of haplotypes, N)、多态位点数目 (number of polymorphic sites)、单倍型多样性 (haplotype diversity, H_d)、核苷酸多样性 (nucleotide diversity, P_i)、变异位点 (variable sites)、单一突变位点 (singleton sites) 及简约信息位点 (parsimony-informative sites) 数量。

运用MEGA7.0软件 (Kumar et al. 2016)

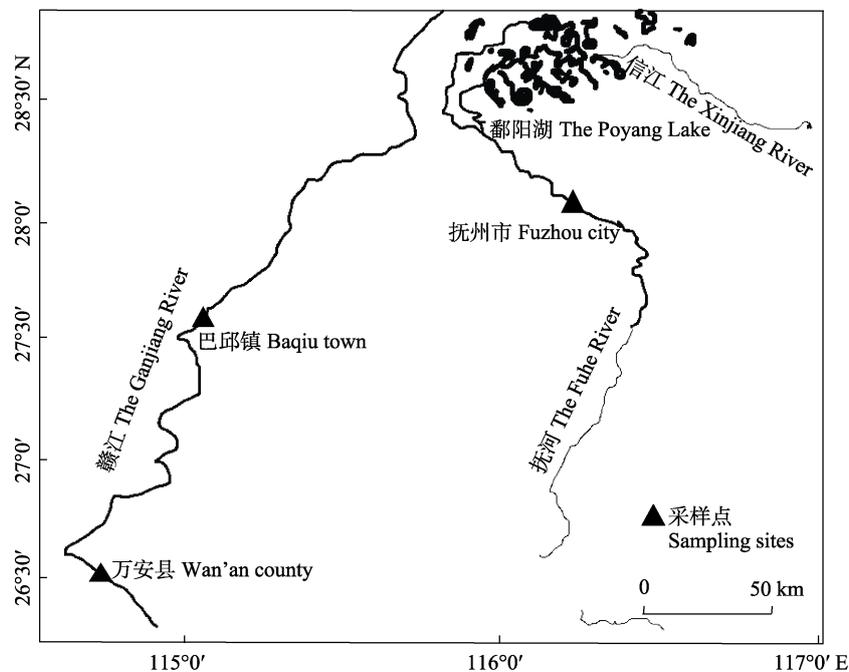


图1 南方鳅鲇鱼类样本采样点

Fig. 1 Sampling sites of *Gobiobotia meridionalis*

分析序列中碱基组成和变异情况,选择 Kimura 双参数模型计算转换颠换比 (T_i/T_v)。以宜昌鳅鲇为外类群,使用邻接法 (neighbor-joining, NJ) 和最大似然法 (maximum likelihood, ML) 构建单倍型系统发育树。使用 PopART 软件 (Leigh et al. 2015),以中接法 (median-joining) 构建单倍型的网络关系图,检测各个单倍型间的进化关系。

利用软件 Arlequin v 3.1 (Excoffier et al. 2010)进行分子变异分析 (Analysis of Molecular Variance, AMOVA),设置 1×10^4 次置换检验。同时利用 Arlequin v 3.1 软件进行错配分析及 Tajima's D 和 Fu's F_s 的中性检验计算。对经历过种群扩张的种群,根据公式 $\tau = 2ut$ (Rogers et al. 1992) 进行种群扩张时间的估算,其中, τ 为种群扩张参数, u 为每个世代每条序列的变异速度, t 为每个世代种群的扩张时间; $u = 2\mu k$, 其中, μ 为每个核苷酸的变异速率, k 为用于分析的序列长度; 扩张时间 $T = tC$, C 为代时,表示物种的生殖周期。

2 结果

2.1 序列特征

测序得到 110 条线粒体 Cyt *b* 基因序列,对序列进行拼接和校对后,得到序列长度均为 1 141 bp。序列间遗传距离为 0.0% ~ 1.1%, 小于 2%。序列中无碱基的插入和缺失。所有 Cyt *b* 基因序列的转换和颠换均未达到饱和,转换数大于颠换数,所有序列转换颠换比 (T_i/T_v) 的平均值为 2.87。

Cyt *b* 基因序列中的 A、T、C、G 四种碱基平均含量分别为 28.9%、30.2%、26.4%和 14.5%。A + T 的含量为 59.1%, C + G 的含量为 40.9%, A + T 的含量高于 C + G, 与其他脊椎动物线粒体 DNA 基因特点一致,且 G 含量最低,呈现强烈的偏向性。

共检测到 24 个变异位点,占总位点数的 2.10%, 其中单一突变位点 5 个,简约信息位点 19 个。

2.2 遗传多样性

110 个样本的 Cyt *b* 基因序列共检测出单倍型 45 个, 其中, 巴邱种群 55 条序列共检测出 26 个单倍型, 万安种群 7 条序列共检测出 4 个单倍型, 抚州种群 48 条序列共检测出 19 个单倍型。总单倍型多样性 (H_d) 为 0.967 ± 0.006 , 总核苷酸多样性 (P_i) 为 0.0071 ± 0.0002 。其中, 巴邱种群单倍型多样性 (0.950 ± 0.015) 最高, 万安种群单倍型多样性 (0.810 ± 0.130) 最低。抚州种群核苷酸多样性 (0.0043 ± 0.0002) 最高, 万安种群核苷酸多样性 (0.0026 ± 0.0005) 最低。

45 个单倍型中, Hap_7 为 3 个种群的共有单倍型, Hap_3、Hap_5 是巴邱种群和万安种群的共有单倍型, Hap_10 是巴邱种群和抚州种群的共有单倍型。Hap_27 ~ Hap_44 这 8 个单倍型为抚州种群所特有, Hap_45 为万安种群所特有, 其余 Hap_1、Hap_2、Hap_4、Hap_6 等 22 个单倍型为巴邱种群所特有。

2.3 分子系统进化

在 PopART 软件以中接法构建出南方鳅鲇

表 1 赣江和抚河南方鳅鲇采样信息及遗传多样性信息

Table 1 The information of sample locations and genetic diversity of *Gobiobotia meridionalis* in the Ganjiang River and Fuhe River

水系 Systems	采样地 Locations	样本数 Number of individuals (ind)	单倍型数 Number of haplotypes (N)	单倍型多样性 Haplotype diversity (H_d)	核苷酸多样性 Nucleotide diversity (P_i)
赣江 Ganjiang River	巴邱镇 Baqiu town (BQ)	55	26	0.950 ± 0.015	0.0037 ± 0.0002
	万安县 Wan'an county (WA)	7	4	0.810 ± 0.130	0.0026 ± 0.0005
抚河 Fuhe River	抚州市 Fuzhou city (FZ)	48	20	0.911 ± 0.022	0.0043 ± 0.0002

各单倍型网络图(图 2)。在 45 个单倍型中, 存在明显的两个分支, 其中 Hap₂₇ ~ Hap₄₀ 聚为一支, 其余单倍型聚为一支, 两个分支间的各单倍型间至少存在 3 步突变。以宜昌鳅作为外类群, 利用邻接法(NJ)和最大似然法(ML)构建单倍型系统发育树。两种方法所做出的系统发育树拓扑结构相似, 以最大似然树为例(图 3)。单倍型系统发育树与单倍型网络图结果一致, 各单倍型相互交错且散布在不同的地理种群中, 未形成明显的地理分布格局。

2.4 群体遗传结构与遗传分化

运用 Arlequin 软件对抚州种群和巴邱种群进行种群间遗传分化(F_{st})分析, 万安种群样本数量过少, 仅为 7 尾, 未参与遗传分化研究。抚州种群与巴邱种群之间存在高度分化($F_{st} = 0.3158$, $F_{st} > 0.15$), 且差异极显著($P < 0.01$)。利用 Arlequin 软件进行分子方差分析

(AMOVA)(表 2), 巴邱和抚州种群间的差异有 68.42% 存在于种群内部, 31.58% 来源于种群间的变异, 进一步说明了两种群间存在分化。

2.5 种群历史动态

利用 Tajima's D 和 Fu's F_s 两种检验来验证中性假说在巴邱和抚州两个南方鳅种群中是否成立。Tajima's D 检验在巴邱和抚州种群中均为正值; Fu's F_s 检验, 巴邱和抚州种群的 F_s 值均为负值, 且显著偏离中性突变($P < 0.05$)(表 3)。

对单倍型间进行核苷酸不配对分析(图 4), 巴邱种群呈现近似的单峰, 抚州种群呈现多峰。核苷酸错配分布参数估算显示, 两种种群吻合度检验的粗糙指数(H_{ri} , 分别为 0.0109 和 0.0329)及偏差平方和(SSD, 分别为 0.0014 和 0.0183)均小, 且 P 值均大于 0.05, 不拒绝种群扩张假说。

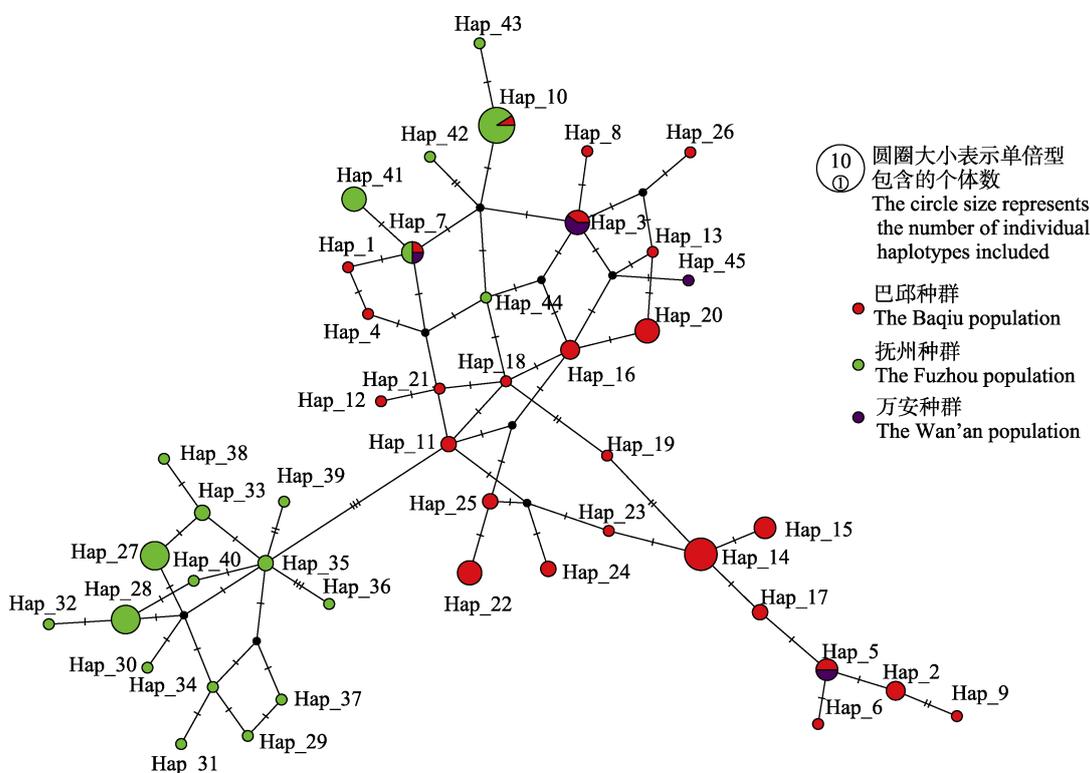


图 2 赣江和抚河南方鳅单倍型网络关系图

Fig. 2 Haplotype network diagram of *Gobiobotia meridionalis* in the Ganjiang River and Fuhe River

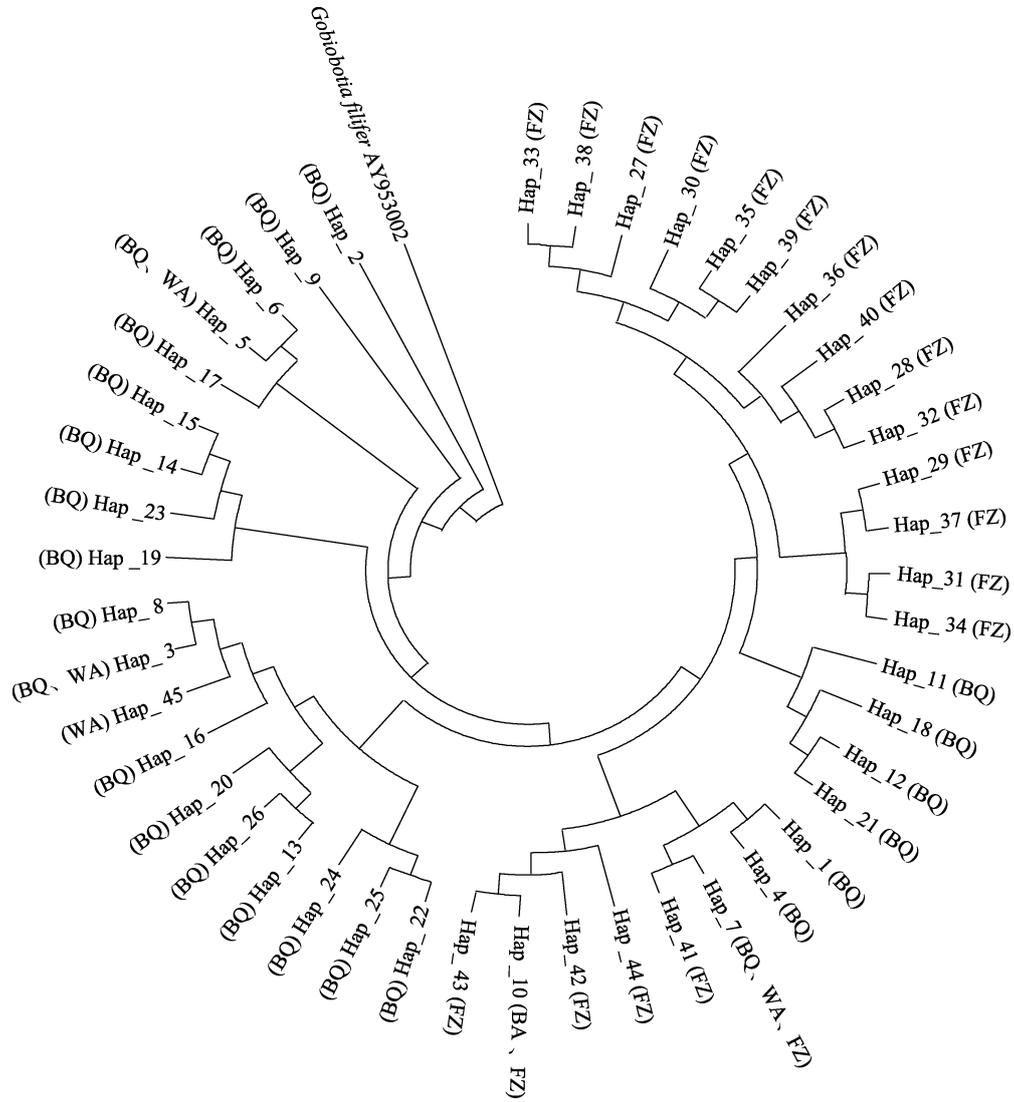


图 3 基于线粒体 *Cyt b* 基因序列单倍型构建的南方鳅最大似然树

Fig. 3 Maximum likelihood molecular phylogenetic tree of *Gobiobotia meridionalis* based on haplotypes of *Cyt b* gene

图中单倍型后括号内标注表示此单倍型所属种群的简称: BQ. 巴邱种群; FZ. 抚州种群; WA. 万安种群。

The letters in parentheses represent abbreviation of different populations: BQ. Baqiu population; FZ. Fuzhou population; WA. Wanan population.

表 2 基于线粒体 *Cyt b* 基因对南方鳅巴邱和抚州两地理种群的 AMOVA 分析

Table 2 Analysis of molecular variance (AMOVA) for *Gobiobotia meridionalis* between Baqiu population and Fuzhou population based on *Cyt b* gene

变异来源	Source of variation	自由度 <i>df</i>	平方和	Sum of squares	变异组成	Variance components	变异百分比	Percentage of variation (%)
种群间	Among populations	1	56.304		1.053 8		31.58	
种群内	Within populations	101	230.608		2.283 3		68.42	
总计	Total	102	286.913		3.337 1			

表 3 中性检验

Table 3 Statistical test for neutrality analysis

	巴邱种群 Baqiu population	抚州种群 Fuzhou population
Tajima's D	1.149 2	0.914 5
P	0.874 0	0.832 0
Fu's F_s	- 13.376 8	- 5.359 8
P	< 0.000 1	0.038 0
种群扩张参数 τ	6.505 9	10.912 1
扩张时间 T (Ma)	0.38	0.63

利用鲤科鱼类 *Cyt b* 基因 0.76%/Ma 的进化速率 (Zardoya et al. 1999), 本研究推算出南方鳅巴邱种群和抚州种群的扩张时间分别大约在 0.38 Ma 前和 0.63 Ma 前。

3 讨论

3.1 南方鳅种群遗传多样性

生物多样性包括遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性三个组成部分。遗传多样性是物种多样性和生态系统多样性的基础 (施立明等 1993)。任何一个物种都保存着大量的遗传基因, 物种所包含的基因越丰富, 它对环境的适应能力越强, 其生存竞争能力就越强。种群遗传多样性可通过单倍型多样性指数 (H_d)

和核苷酸多样性指数 (P_i) 两个指标进行评价。本研究中, 南方鳅总样本单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 0.967 和 0.007 1。与一些同属鱼类相比, 如宜昌鳅 ($H_d = 0.893$, $P_i = 0.007 2$) (Wang et al. 2020)、异鳅 ($H_d = 0.963$, $P_i = 0.004 1$) (Dong et al. 2019)、裸体异鳅 ($H_d = 0.718$, $P_i = 0.003 5$) (Dong et al. 2019), 南方鳅的遗传多样性相对较高。三个地理种群中, 万安种群的单倍型多样性 (0.810) 和核苷酸多样性 (0.002 6) 均最低, 可能与样本量少有关, 未来可增加样本量做进一步分析。

3.2 南方鳅种群遗传分化

地理隔离可能会导致物种基因流的限制或中断, 从而导致同一物种出现不同地理种群的遗传分化。种群遗传分化指数 (F_{st}) 是衡量种群间遗传分化水平的重要指标之一, 常被用于表示两个种群之间的基因流和遗传漂变程度。Wright (1978) 指出, 实际研究中, 若 F_{st} 值为 0 ~ 0.05, 则表明种群间不存在遗传分化; 若 F_{st} 值为 0.05 ~ 0.15, 则表明种群间存在中度遗传分化; 若 F_{st} 值为 0.15 ~ 0.25, 则表明种群间存在高度遗传分化。本研究的南方鳅抚州种群与巴邱种群之间存在高度分化 (F_{st} 为 0.315 8), 分子方差分析 (AMOVA) 也支持两种群间存

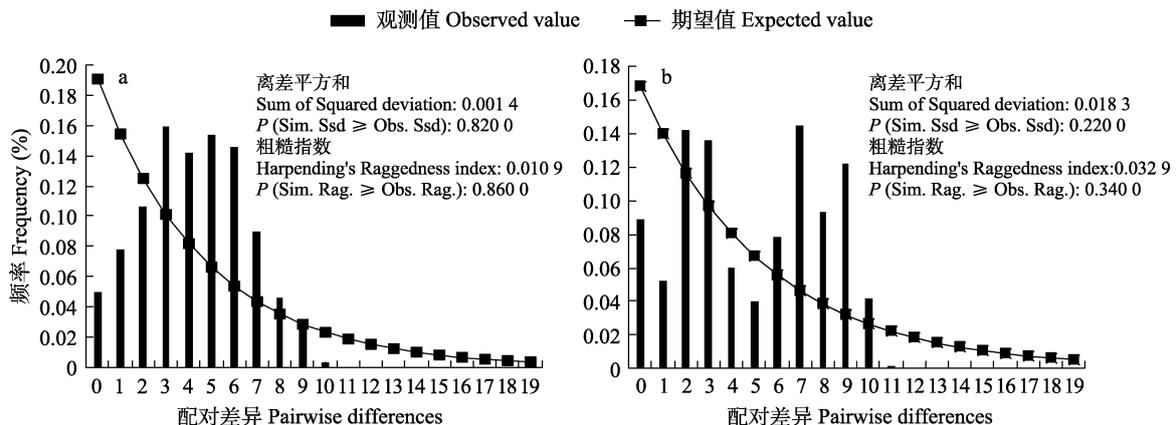


图 4 南方鳅单倍型核苷酸不配对分布图

Fig. 4 Nucleotide mismatch distribution of *Gobiobotia meridionalis*

a. 巴邱种群; b. 抚州种群。a. Baqiu population; b. Fuzhou population.

在遗传分化。抚州种群来源于抚河，巴邱种群来源于赣江，抚河与赣江经鄱阳湖连通。但调查发现，鄱阳湖流域仅在赣江、抚河和信江有南方鳊鲃的分布，鄱阳湖区并未有南方鳊鲃分布（郭治之等 1995，张堂林等 2007，杨少荣等 2015，方春林等 2016，张旭等 2020）。由此说明，南方鳊鲃的巴邱种群和抚州种群之前存在长期的地理隔离，遗传交流中断，从而造成抚州种群与巴邱种群之间发生了遗传分化。

3.3 南方鳊鲃种群历史动态

本研究中，三个地理种群的南方鳊鲃均表现出具有高单倍型多样性 ($H_d \geq 0.5$) 和低核苷酸多样性 ($P_1 < 0.5\%$)。根据 Grant 等 (1998) 提出的模式，可以推断三个南方鳊鲃地理种群都是从一个有效种群数量较小的种群在经历快速扩张后，快速增长而来。在进化过程中，核苷酸变异的累积时间比单倍型多样性的累积时间要长。因此，可能是种群的进化历史较短造成了高单倍型多样性和低核苷酸多样性的模式。

在种群进化历史的研究中，一般使用 Tajima's D 和 Fu's F_s 检验来检验中性检验是否偏离中性突变。若 Tajima's D 和 Fu's F_s 呈负值，且存在显著差异的 P 值，说明种群在历史上有过扩张的迹象。而一般在相同条件下，Tajima's D 值反映的是较长时间的种群扩张，而 Fu's F_s 对种群的近期扩张相对更敏感 (Fu 1997)。本研究中，两个种群的 Tajima's D 值均呈正值，Fu's F_s 值均为负值，且显著偏离中性检验 ($P < 0.05$)，说明抚州和巴邱种群可能均经历过近期扩张。

种群曾经历扩张或持续增长，核苷酸不配对分布曲线呈单峰分布，反之则呈现多峰分布 (Slatkin et al. 1991, Rogers et al. 1992)。本研究中，巴邱种群核苷酸不配对分布呈单峰，两个种群吻合度检验的粗糙指数 (H_{fi}) 及偏差平方和 (SSD) 均不显著 ($P > 0.05$)，表明巴邱种群没有显著偏离种群扩张模式下的预期分布。而抚州种群尽管核苷酸不配对分布呈双峰，但吻合度检验的粗糙指数 (H_{fi}) 及偏差平方和

(SSD) 均不显著 ($P > 0.05$)。一般来说，在扩张过的种群中粗糙指数 (H_{fi}) 值较小，而在平衡种群中粗糙指数 (H_{fi}) 值较大 (Harpending 1994)。与长江流域其他鱼类，如岩原鲤 (*Procypris rabaudi*) (张晓宇等 2020)、短体荷马条鳅 (*Homatula potanini*) (王雪等 2017) 相比，南方鳊鲃抚州种群得到一个较小的粗糙指数 (H_{fi}) 值，由此推测，抚州种群可能也经历了种群扩张事件。

根据 Cyt b 序列间的分歧速率推算出南方鳊鲃两个种群发生种群扩张的时间大约分别在 0.38 Ma 和 0.63 Ma，正好处在大姑-庐山间冰期向庐山冰期转变的阶段 (段万倜等 1990)。间冰期气候相对稳定、暖和，这为南方鳊鲃的种群扩张提供了条件。

3.4 南方鳊鲃种群的保护

不同地理种群遗传多样性、遗传分化和种群历史动态是物种保护的重要基础。本研究结果表明，鄱阳湖流域三个南方鳊鲃种群的遗传多样性均较高，种群之间出现了遗传分化。结合各采样点所处河流分布不同，可以认为抚河群体与赣江群体存在显著的遗传分化。因此在保护工作中，可以将其作为不同的管理单元进行保护。近年来，由于人类活动的影响，河流的连续性被不断破坏，生境破碎化严重，保护策略应该更加关注物种的遗传多样性。

参 考 文 献

- Dong W W, Wang D Q, Tian H W, et al. 2019. Genetic structure of two sympatric gudgeon fishes (*Xenophysogobio boulengeri* and *X. nudicarpa*) in the upper reaches of Yangtze River Basin. *PeerJ*, 7: e7393.
- Excoffier L, Lischer H E L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Window. *Molecular Ecology Resources*, 10(3): 564–567.
- Fu Y X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 1997, 147(2): 915–925.
- Galtier N, Gony M, Gautier C. 1996. SEAVIEW and PHYL0_WIN,

- two graphic tools for sequence alignment and alignment and molecular phylogeny. *Computer Applications in the Biosciences*, 12(6): 543–548.
- Grant W A S, Bowen B W. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*, 89(5): 415–426.
- Harpending H C. 1994. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. *Human Biology*, 66(4): 591–600.
- Kumar S, Stecher G, Tamura K. 2016. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33(7): 1870–1874.
- Larkin M A, Blackshields G, Brown N P, et al. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23(21): 2947–2948.
- Leigh J W, Bryant D. 2015. PopART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9): 1110–1116.
- Liorado P, Rozas J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25(11): 1451–1452.
- Liu X J, Ao X F, Ning Z T, et al. 2017. Diversity of fish species in Suichuan River and Shushui River and conservation value, China. *Environmental Biology of Fishes*, 100(5): 493–507.
- Ma Q, Chen L, Tan Y W, et al. 2021. The complete mitochondrial genomes of *Gobiobotia meridionalis* (Cypriniformes: Cyprinidae). *Mitochondrial DNA Part B*, 6(4): 1568–1570.
- Rogers A R, Harpending H. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution*, 9(3): 552–569.
- Slatkin M, Hudson R R. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics*, 129(2): 555–562.
- Wang D Q, Gao L, Tian H W, et al. 2020. Population genetics and sympatric divergence of the freshwater gudgeon, *Gobiobotia filifer*, in the Yangtze River inferred from mitochondrial DNA. *Ecology and Evolution*, 10(1): 50–58.
- Wang R, Xu X, Xiong F, et al. 2018. Length-weight relationships of nine fish species from the upper reach of the Gan River, a tributary of the Yangtze River in China. *Journal of Applied Ichthyology*, 34(1): 230–232.
- Wright S. 1978. *Evolution and the Genetics of Populations: Variability within and among Populations V.4*. Chicago: University of Chicago Press.
- Xiao W, Zhang Y, Liu H. 2001. Molecular systematics of Xenocyprinae (Teleostei: Cyprinidae): taxonomy, biogeography, and coevolution of a special group restricted in East Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18(2): 163–173.
- Zardoya R, Doadrio I. 1999. Molecular evidence on the evolutionary and biogeographical patterns of European Cyprinids. *Molecular Evolution*, 49(2): 227–237.
- 陈宜瑜. 1998. 中国动物志: 硬骨鱼纲: 鲤形目 中卷. 北京: 科学出版社.
- 董薇薇, 汪登强, 田辉伍, 等. 2018. 长江上游异鳊鳊线粒体控制区遗传多样性. *生态学杂志*, 37(5): 1438–1443.
- 段万倜, 何培元. 1990. 庐山第四纪摒弃研究的新知识. *中国科学院院报*, (1): 159–161.
- 方春林, 陈文静, 周辉明, 等. 2016. 鄱阳湖鱼类资源及其利用建议. *江苏农业科学*, 44(9): 233–243.
- 傅剑夫, 黄顺林, 童水明, 等. 1996. 抚州地区鱼类资源调查报告. *江西水产科技*, (2): 5–9.
- 郭治之, 刘瑞兰. 1995. 江西鱼类的研究. *南昌大学学报(理科版)*, 19(3): 222–232.
- 何舜平. 1991. 鳊鱼类鳃囊结构及系统发育研究. *动物分类学报*, 16(4): 490–495.
- 刘世平. 1985. 江西省抚河流域鱼类资源调查. *江西大学学报: 自然科学版*, 9(1): 68–71.
- 施立明, 贾旭, 胡成昂. 1993. 遗传多样性 // 陈灵芝. 中国的生物多样性: 现状及其保护对策. 北京: 科学出版社, 99–133.
- 田辉伍, 王涵, 高天珩, 等. 2017. 长江上游宜昌鳊鳊早期资源特征及影响因子分析. *淡水渔业*, 47(2): 71–78.
- 王生. 2020. 江西鱼类. 南昌: 江西科学技术出版社.
- 王生, 田辉伍, 罗宏伟, 等. 2012. 异鳊鳊年龄结构、生长特性与生活史类型. *动物学杂志*, 47(3): 1–8.
- 王雪, 唐琼英, 刘飞, 等. 2017. 赤水河两种荷马条鳊属鱼类的遗传多样性及谱系地理学过程分析. *水生生物学报*, 41(2): 356–362.
- 王子彤, 张鹏. 2021. 赣江鱼类物种更新名录. *生物多样性*, 29(9): 1256–1264.

- 吴强, 陈大庆, 熊传喜, 等. 2008. 宜昌鳊鲃食性的初步研究. 水利渔业, 28(2): 53–54.
- 杨少荣, 黎明政, 朱其广, 等. 2015. 鄱阳湖鱼类群落及其时空动态. 长江流域资源与环境, 24(1): 54–64.
- 曾晓芸, 杨宗英, 田辉伍, 等. 2015. 基于 Mi-Seq 高通量测序分析裸体异鳊鳊微卫星组成. 淡水渔业, 45(1): 3–7.
- 张堂林, 李钟杰. 2007. 鄱阳湖鱼类资源及渔业利用. 湖泊科学, 19(4): 434–444.
- 张晓宇, 张富铁, 姚富城, 等. 2020. 岩原鲤遗传多样性和种群历史动态研究. 水生生物学报, 44(2): 330–338.
- 张旭, 杨婷越, 罗小红, 等. 2020. 鄱阳湖湖区及支流修水夏季鱼类系统发育群落结构分析. 水生生物学报, 44(6): 1297–1312.
- 周泉, 黄国勤. 2013. 中国鄱阳湖湖泊生态学研究. 世界生态学, 2: 21–26.
- 朱海虹, 张本. 1997. 鄱阳湖: 水文、生物、沉积、湿地、开发治理. 合肥: 中国科学技术大学出版社.