J. Lake Sci.(湖泊科学), 2027, 39(2):000-000
DOI 10.18307/2027.0236
©2027 *by Journal of Lake Sciences*

梯级水坝对长江上游綦江斑点蛇鮈群体遗传结构的影响*

龙孟乔，曹明松，吕红健，张煜，陈莎莎，马维宋，谢明地，沈焱昆，付　梅，姚维志**
（西南大学水产学院，西南大学水生生物多样性保护研究中心，重庆 400715）

摘　要：綦江是长江上游典型的梯级开发支流，连续坝系重塑了河流纵向连通性，但其对小型定居性鱼类种群遗传格局的影响仍缺乏实证。本研究以斑点蛇鮈(*Saurogobio punctatus*)为对象，基于 9 个地理群体线粒体 Cyt *b*、*CO* I 和 D-loop 的串联序列进行分析，旨在分析梯级水坝阻隔背景下该物种的遗传多样性和遗传结构特征。结果显示：(1)185 尾样本共检测到 36 个变异位点，鉴定出 18 个单倍型，总体单倍型多样性指数与核苷酸多样性指数分别为 0.787 ± 0.019 与 0.0020 ± 0.0002；不同江段群体遗传多样性未呈现规律性变化；(2)遗传分化指数(F_{st})和基因流(N_m)分析表明，最上游 S9 群体与其余群体间存在中度以上遗传分化，但仍保持一定的基因交流；(3)AMOVA 分析显示，仅 1.72%的分子变异源于群体间，而 98.28%源于群体内，且单倍型系统发育树和网络图均未呈现明显的水坝阻隔特征；(4)错配分布和中性检验表明，总群体及各江段群体均未检测到明显的种群扩张信号。综合上述研究结果，綦江梯级水坝尚未导致斑点蛇鮈整体遗传多样性显著下降，对其总体遗传结构的影响也较为有限，但最上游群体已出现一定程度的局部分化信号，表明该物种在高密度梯级水坝环境下短时期内仍能维持较稳定的种群连通性。本研究可为梯级水电开发背景下杂食性小型鱼类的种群遗传分化研究提供基础数据和科学依据。
关键词：綦江；梯级水坝；斑点蛇鮈；遗传多样性

On the effect of cascade dams on the genetic structure of *Saurogobio punctatus* Populations in the Qijiang River, upper reaches of the Yangtze River*

Long Mengqiao, Cao Mingsong, Lv Hongjian, Zhang Yu, Chen Shasha, Ma Weisong, Xie Mingdi, Shen Yankun, Fu Mei & Yao Weizhi[1**]
(*College of Fisheries, Southwest University, Research Center for Aquatic Biodiversity Conservation of Southwest University, Chongqing* 400715, *P.R.China*)

Abstract: The Qijiang River is a typical tributary of the upper Yangtze River, characterized by intensive cascade hydropower development. The construction of successive dams has disrupted the longitudinal connectivity of the river. However, few empirical studies have examined the effects of these dams on the population genetic patterns of small resident fish species. In this study, we selected *Saurogobio punctatus* as the target species and analyzed concatenated sequences of the mitochondrial cytochrome b (Cyt b), cytochrome oxidase subunit I (*CO* I), and control region (D-loop) from nine geographical populations. We then assessed the genetic diversity and genetic structure of S. punctatus in relation to the barrier effects of cascade dams. The results revealed four main findings. First, we identified 36 variable sites and 18 haplotypes among 185 individuals. The overall haplotype diversity and nucleotide diversity were 0.787 ± 0.019 and 0.0020 ± 0.0002, respectively. No regular spatial pattern in genetic diversity was observed among populations from different river segments. Second, estimates of genetic differentiation index (F_{st}) and gene flow (N_m) indicated moderate to high genetic differentiation between the uppermost population (S9) and all other populations, although weak gene exchange persisted among these groups. Third, analysis of molecular variance (AMOVA) showed that 1.72% of the genetic variation resided among populations, while 98.28% occurred within populations. Neither haplotype phylogenetic trees nor haplotype networks revealed distinct isolation effects attributable to the cascade dams. Fourth, mismatch distribution analysis and neutrality tests provided no evidence of significant population expansion in either the total population or the segmented river populations. Overall, the cascade dams in the Qijiang River

* 2025-12-26 收稿；2026-06-04 收修改稿；2026-06-05 录用。
国家重点研发计划项目(2022YFC3204200)和重庆市农业农村委员会项目(2023001031, 4322200109)联合资助。
**通信作者；E-mail：yaowz@swu.edu.cn。

have not caused a marked decline in the overall genetic diversity of S. punctatus, and they exert only weak influences on its general genetic structure. Only the uppermost population showed slight local genetic differentiation. These findings suggest that S. punctatus can maintain stable population connectivity in the short term despite intensive cascade damming. This study provides baseline data and a scientific reference for future research on population genetic differentiation of small omnivorous fish in response to cascade hydropower development.
Keywords: Qijiang River; cascade dams; *Saurogobio punctatus*; genetic diversity

綦江系长江上游右岸一级支流，发源于贵州省桐梓县，向北流经重庆，于江津区顺江口汇入长江，全长约 205 km，流域面积约 7140 km^2[1]。该流域位于川东平行峡谷区，多为喀斯特地貌和亚热带湿润季风气候，季节性水位波动较大，洪涝过程频繁[2]。据记载，仅 2000 年前后綦江流域就出现过多次连续强降雨事件[3]，2016 年和 2020 年的洪涝灾害影响尤为显著[4]。綦江的渠化历史悠久，是我国最早开展渠化的河流之一[5]。较长的开发历史和较为罕见的密集连续梯级水坝格局，使綦江成为研究梯级水坝生态效应及鱼类遗传响应的典型区域，但相关成果仍较为有限。已有研究表明，河流筑坝会改变水文情势、生境异质性和物种扩散过程，进而影响鱼类群落组成、种群连通性及遗传格局[6]。李筱芹等[7]基于环境 DNA(Environmental DNA, eDNA)技术发现綦江梯级水坝对喜流水、洄游性和底层鱼类具有较明显的阻隔效应，且阻隔种类多属长江上游珍稀特有鱼类。那么，在约 80 km 的綦江江段内，梯级水坝阻隔会对杂食性小型鱼类的遗传多样性和遗传结构产生何种影响？目前仍无相关研究报道。

斑点蛇鮈是 Tang 等[8]于 2018 年在长江发现的新种，隶属鲤形目(Cypriniformes)、鲤科(Cyprinidae)、鮈亚科(Gobioninae)、蛇鮈属(*Saurogobio*)，俗称船丁子，与蛇鮈(*S. dabryi*)为近缘种[9]。该鱼为底层杂食性小型鱼类，繁殖期为 3-5 月，产黄色黏性卵，产卵水温为 12-20 ℃。其主要分布于长江上游干支流，包括赤水河流域、嘉陵江干流及宜宾、合江等长江上游干流河段，在长江中游洞庭湖、鄱阳湖相关水系中亦有零散分布[8,10,11]。目前有关斑点蛇鮈的研究主要集中于线粒体 DNA(mitochondrial DNA, mtDNA)的全序列分析[9]、长江中上游种群遗传结构与地理分化过程研究[10]及与近缘种的遗传学差异分析[11]等方面，而针对梯级水坝对其遗传结构影响的研究尚未见报道。

近年来，随着 DNA 测序与 PCR 技术的持续发展，mtDNA 因结构简单、进化速度快、遗传相对独立等特点，已成为研究鱼类遗传多样性的理想分子标记[12-14]。其中，细胞色素 B 基因(cytochrome *b*, Cyt *b*)与细胞色素氧化酶 I 亚基(cytochrome oxidase subunit I, *CO* I)序列进化速度快，能够提供较丰富的系统发育信息[15-16]，mtDNA 控制区(mtDNA control region, D-loop)在近缘鱼类间常表现出较高的变异水平[17]。这 3 类序列已广泛应用于鱼类种群遗传多样性、遗传结构及近缘类群分化研究。据此，本研究以綦江斑点蛇鮈为对象，利用线粒体 Cyt *b*、*CO* I 和 D-loop 序列，分析梯级水坝背景下不同群体的遗传多样性与遗传结构，探讨该物种在河流纵向连通性改变条件下的遗传格局及其可能影响因素，以期为梯级水电开发背景下小型鱼类的种群遗传保护提供基础数据和理论参考。

1 材料与方法

1.1 样本采集

本研究监测水域共涉及 9 座现阶段对研究江段河流连通性产生持续影响的水坝，其基本信息见表 1。现以这 9 座水坝为界，在总长度约 80 km 的江段内共设置 9 个采样点，自下游至上游依次编号为 S1 至 S9，均为实际采集到斑点蛇鮈样本并纳入遗传分析的采样点。其中，调查期间未在石溪口与珠滩两坝间采集到斑点蛇鮈个体，故未作为独立群体纳入分析(图 1)。本研究涉及的鱼类样本采集活动已获得当地渔业管理部门授权，采集样本仅用于科学研究。2023 年 3—12 月，使用三层定置刺网(长度为 50.00 m，高度为 3.00 m，网目为 3.00 cm、6.30 cm 和 11.20 cm)和地笼(长度为 8.00 m，高度为 23.00 cm，宽度为 32.00 cm，网目为 2.00 cm)进行了 4 次捕捞，每次捕捞持续 5 天，共采集斑点蛇鮈样本 185 尾，各采样点信息见表 2。将采集到的斑点蛇鮈样本冷冻后带回实验室，置于-40 ℃条件下保存，以备后续组织 DNA 提取和分析。受不同采样点生境条件、资源量及捕获效率差异影响，各采样点样本量存在一定不均衡。后续

结果解释中，对样本量较少采样点的遗传多样性和种群历史动态结果作谨慎讨论。样本物种鉴定依据斑点蛇鮈原始描述及相关分类学特征进行。斑点蛇鮈可通过背鳍和尾鳍散布细小黑色斑点、胸鳍基部以前胸部无鳞、唇较厚且具乳突等特征与蛇鮈区分[8]，本文采集个体均符合斑点蛇鮈的主要鉴别特征。

表 1　綦江水坝基本信息

Tab.1　Basic information on dams in the Qijiang River

水坝名称	建设年份	蓄水高程/m	水坝类型	装机/(Kw/台)
五福	1978	200.24	条石重力坝	3200/2
车滩	1966	205.70	条石重力坝	6000/2
桥溪口	2018	211.73	条石重力坝	—
大常	1953	215.70	条石重力坝	1600/2
大华	1952	220.70	条石重力坝	160/2
石溪口	1990	225.60	条石重力坝	1250/2
珠滩	2009	242.50	翻板闸+重力坝	8000/2
盖石洞	1980	269.00	闸门+重力坝	1800/3
羊蹄洞	2005	277.70	翻板闸+重力坝	4000/2

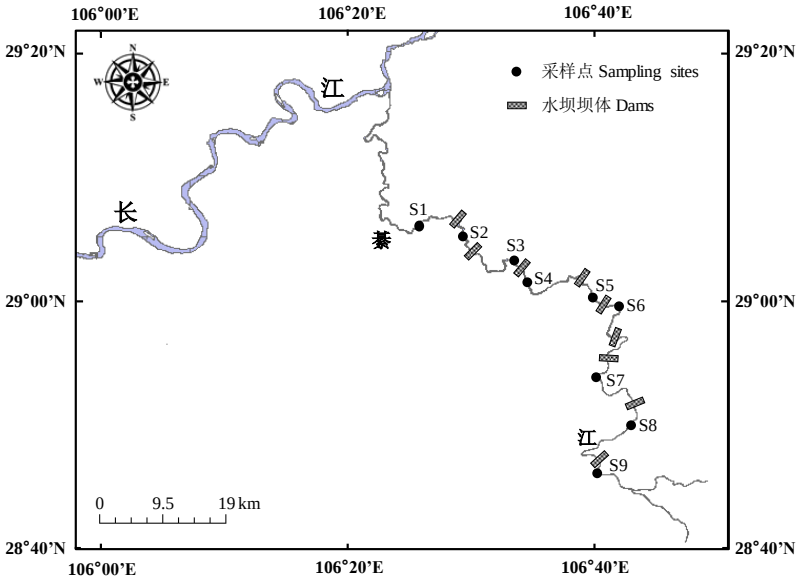

图 1 綦江各采样点与水坝坝体地理分布示意图

Fig.1 Geographic distribution of sampling sites and dams in the Qijiang River

1.2 组织 DNA 提取

使用动物组织 DNA 提取试剂盒(Yeasen, MolPure Cell/Tissue DNA Kit)提取斑点蛇鮈组织 DNA。组织 DNA 提取完成后，使用超微量分光光度计进行 DNA 质量和含量检测，并将提取的组织 DNA 样品置于-80 ℃冰箱保存。

1.3 Cyt *b*、*CO* Ⅰ和 D-loop 序列的扩增与测序

使用通用引物 L14724(5'-GACTTGAAAAACCACCGTTG-3') 与 H15915(5'-CTCCGATCTCCGGATTACAAGAC-3')扩增 Cyt *b* 序列，具体参照 Xiao 等[18]；使用 Fish F1(5'-TCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC-3')和 Fish R1(5'-TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGAATCA-3')扩增 *CO* Ⅰ序列，具体参照 Ward 等[19]；使用 DL1(5'-ACCCCTGGCTCCCAAAGC-3')和 DH2(5'-ATCTTAGCATCTTCAGTG-3')扩增 D-loop 序列，具体参照 Liu 等[20]。上述 3 种引物均由上海生工生物

工程股份有限公司合成并提供。PCR 反应体系为 25.0 μl，其中包括 12.5 μl 的 MIX，即 Takara，Premix Taq™(Ex Taq™ Version 2.0 plus dye)，各 1.0 μl 的上下游引物(10.0 μM)，1.0 μl 的 DNA 模板，9.5 μl 的 ddH_2O。具体 PCR 反应条件为：95 ℃预变性 5 min，95 ℃变性 30 s，58 ℃退火 1 min(三对引物均使用 58 ℃为退火温度)，72 ℃延伸 1.5 min，变性、退火、延伸反应循环数为 35，最后 72 ℃总延伸 10 min。PCR 产物使用预先加入核酸染料的 1%琼脂糖凝胶电泳检验，合格产物均被送至上海生工生物工程股份有限公司进行纯化、测序和拼接。

表 2　綦江各采样点斑点蛇鮈样本的采集信息

Tab.2　Sampling information for S. punctatus collected from different sites in the Qijiang River

采样点	经纬度	样本总数	体长范围	体重范围/g
S1	29°6′7.31″N,106°26′10.67″E	10	13.80-17.14	27.13-54.43
S2	29°6′29.86″N,106°28′55.65″E	9	6.17-18.93	2.51-73.43
S3	29°3′7.62″N,106°33′28.42″E	30	11.93-21.48	17.00-97.74
S4	29°1′26.49″N,106°34′39.75″E	30	12.96-20.36	20.65-100.90
S5	29°0′13.88″N,106°39′49.48″E	30	13.30-21.08	22.90-100.00
S6	28°59′22.85″N,106°41′2.90″E	18	12.73-21.80	22.80-114.70
S7	28°53′41.32″N,106°40′9.45″E	30	11.80-19.70	17.23-76.10
S8	28°49′53.85″N,106°43′9.67″E	6	6.06-19.70	2.20-72.70
S9	28°46′0.67″N,106°40′10.47″E	22	10.57-19.05	11.57-77.50

1.4 数据处理与分析

考虑研究水域的空间距离和阻隔历史上相对接近，不同水坝间群体的遗传差异可能较弱。为获得更多的变异信息，本研究将 3 段 mtDNA 序列进行串联分析(Cyt *b*-*CO* I-D-loop)。测序数据采用 Chromas 2 软件进行人工校对，利用 DnaSP v5 软件[21]计算单倍型数、单倍型多样性、核苷酸多样性和平均核苷酸差异数，并分析单倍型分布和错配分布；通过 Arlequin v3.5.2.2 软件[22]计算遗传分化指数(F_{st})和基因流(N_m)，同时开展分子方差分析(Analysis of Molecular Variance, AMOVA)及中性检验(Tajima's D[23]、Fu's Fs[24])；借助 MEGA 11 软件[25]统计基础碱基组成信息，并采用 Kimura 2-parameter 模型计算群体间遗传距离。根据“Find Best DNA/Protein Models (ML)”程序筛选的最佳模型(HKY+I)，采用最大似然法(Maximum likelihood, ML)迭代 1000 次构建系统发育树；利用 MrBayes v3.2.7 软件，基于 PAUP 4.0 软件[26]和 MrModeltest v.2.4 软件[27]筛选的最佳核苷酸替代模型(GTR)，迭代次数 2000000 构建贝叶斯系统发育树，并使用 FigTree v1.4.3 软件进行可视化。采用 PopArt 1.7 软件[28-29]中的 TCS 法构建单倍型网络图；利用 BEAST v2.7.6 软件[30-31]在 GTR 模型下分析种群历史动态，采用严格分子钟模型(strict clock)，序列突变率采用鱼类线粒体 DNA 基因序列的常用估计值 0.01/百万年[32-33]，最终结合 Tracer v1.7.1 软件[34]输出种群的历史动态图像。

2 结果与分析

2.1 序列变异与遗传多样性分析

对 185 尾斑点蛇鮈的 Cyt *b*、*CO* I 及 D-loop 序列完成校对与比对后，获得 Cyt *b* 序列长 1124 bp，变异位点 20 个，A + T 含量 54.34%；*CO* I 序列长 629 bp，变异位点 9 个，A + T 含量 53.40%；D-loop 序列长 880-882 bp，变异位点 7 个，A + T 含量 65.32%，三者的 A + T 含量均高于 C + G 含量。Cyt *b* 共检出 9 个单倍型，单倍型多样性和核苷酸多样性为 0.391 ± 0.044、0.0027 ± 0.0004，平均核苷酸差异数为 3.018；*CO* I 共检出 8 个单倍型，单倍型多样性和核苷酸多样性为 0.668 ± 0.020、0.0021 ± 0.0002，平均核苷酸差异数为 1.312；D-loop 序列共检出 6 个单倍型，单倍型多样性和核苷酸多样性为 0.398 ± 0.042、0.0012 ± 0.0001，平均核苷酸差异数为 1.012。

三序列串联后，序列总长度 2633-2635 bp，共检出变异位点 36 个，A + T 含量 57.79%。9 个采样点

(S1-S9)共检出 18 种单倍型，总体单倍型多样性为 0.787 ± 0.019，核苷酸多样性为 0.00203 ± 0.00024，平均核苷酸差异数为 5.343(表 3)。各采样点遗传多样性指标存在一定差异，其中 S2 和 S3 的单倍型多样性较高，分别为 0.917 ± 0.092 和 0.890 ± 0.038，但 S2 样本量较少，其估计结果需谨慎解释。S9 的遗传多样性最低，单倍型多样性和核苷酸多样性为 0.329 ± 0.121、0.0004 ± 0.0001；S3 与 S4 等样本量相近的采样点之间仍存在遗传多样性差异，表明该差异并非完全由样本量不均衡造成。

表 3 基于 Cyt *b*、*CO* I 及 D-loop 串联序列綦江斑点蛇鮈不同群体的遗传多样性信息及中性检验

Tab.3 Genetic diversity information and neutrality test of different populations of *S. punctatus* in the Qijiang River based on concatenated cytochrome *b* (Cyt *b*), cytochrome oxidase subunit I (*CO* I) and mitochondrial DNA control region (D-loop) sequences

采样点	单倍型数量	单倍型多样性	核苷酸多样性	平均核苷酸差异数	变异位点数	Tajima's *D* 值	Fu's *F*s 值
S1	4	0.711±0.117	0.0033±0.0009	8.689	19	1.3762	4.9784
S2	7	0.917±0.092	0.0019±0.0010	5.056	22	-1.8561**	-1.2043
S3	14	0.890±0.038	0.0015±0.0005	4.014	31	-1.7642*	-3.6222
S4	8	0.775±0.063	0.0021±0.0006	5.503	26	-0.5767	2.4060
S5	6	0.738±0.057	0.0025±0.0006	6.653	23	0.5156	5.8683
S6	5	0.732±0.073	0.0027±0.0007	7.092	22	0.4273	5.3236
S7	10	0.832±0.046	0.0021±0.0006	5.598	28	-0.7475	0.8621
S8	4	0.800±0.172	0.0026±0.0014	6.933	20	-1.3023*	1.8174
S9	3	0.329±0.121	0.0004±0.0001	1.004	5	-0.7959	1.3284
合计	18	0.787±0.019	0.0020±0.0002	5.343	36	-0.4070	0.8769

* 表示 $P < 0.05$，** 表示 $P < 0.01$

2.2 种群遗传分化分析

对綦江不同斑点蛇鮈群体间的遗传分化指数分析显示(表 4)，S9 以下的 8 个群体间，S1 与 S3 群体间的 F_{st} 值较高(0.1175)，且 $P < 0.05$；其余群体间 Fst 值较小，未达到显著水平。S9 与其余群体间的 F_{st} 值均较高，达到显著及极显著水平，其中 S9 与 S1 群体间的 F_{st} 值最高(0.3022)。基因流 N_m 值和遗传距离分析显示(表 5)，綦江不同斑点蛇鮈群体间的 N_m 值均大于 1，S1 和 S9 群体间的 N_m 值最小(1.1543)。同时，所有群体间的遗传距离介于 0.0011 至 0.0029 之间。尽管 S9 与其余群体间 F_{st} 较高，但其成对遗传距离并未明显增大，说明局部分化程度仍处于较浅层次。AMOVA 分析则显示(表 6)，綦江斑点蛇鮈的群体遗传变异主要来源于群体内个体间，占 98.28%，而群体间遗传变异仅占 1.72%。

表 4 綦江不同斑点蛇鮈群体间的遗传分化指数 F_{st} 及其 *P* 值

Tab.4 Pairwise F_{st} values and corresponding *P* values among *S. punctatus* populations in the Qijiang River

采样点	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9
S1		0.3663	0.0417	0.2198	0.5022	0.5646	0.3147	0.7868	0.0050
S2	0.0041		0.8155	0.8089	0.4836	0.4678	0.7385	0.5815	0.0000
S3	0.1175	-0.0411		0.5352	0.1398	0.1455	0.6403	0.6370	0.0000
S4	0.0228	-0.0597	-0.0091		0.6979	0.6850	0.9091	0.7141	0.0013
S5	-0.0330	-0.0402	0.0323	-0.0191		0.9653	0.6483	0.6764	0.0033
S6	-0.0581	-0.0403	0.0428	-0.0201	-0.0426		0.5769	0.8674	0.0000
S7	0.0149	-0.0534	-0.0115	-0.0275	-0.0175	-0.0174		0.8727	0.0291
S8	-0.0962	-0.0935	-0.0325	-0.0749	-0.0839	-0.1017	-0.0868		0.0631
S9	0.3022	0.2381	0.1115	0.1430	0.1669	0.2062	0.1039	0.1485	

左下三角为 F_{st} 值，右上三角为对应的 *P* 值

表 5 綦江不同斑点蛇鮈群体间的基因流 N_m 和遗传距离

Tab.5 Pairwise genetic distances and N_m values among *S. punctatus* populations in the Qijiang River

采样点	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9
S1		0.0027	0.0027	0.0028	0.0029	0.0029	0.0028	0.0028	0.0024
S2	121.8950		0.0017	0.0020	0.0022	0.0023	0.0020	0.0021	0.0014
S3	3.7548	inf		0.0018	0.0022	0.0022	0.0019	0.0020	0.0011
S4	21.4106	inf	inf		0.0023	0.0024	0.0021	0.0022	0.0015
S5	inf	inf	15.0000	inf		0.0026	0.0024	0.0025	0.0018
S6	inf	inf	11.1769	inf	inf		0.0024	0.0025	0.0020
S7	33.0403	inf	inf	inf	inf	inf		0.0022	0.0015
S8	inf	inf	inf	inf	inf	inf	inf		0.0016
S9	1.1543	1.5998	3.9845	2.9958	2.4954	1.9244	4.3145	2.8669	

inf 表示无穷大，左下三角为基因流，右上三角为遗传距离

表 6 綦江不同斑点蛇鮈群体的分子方差分析

Tab.6 The Analysis of Molecular Variance (AMOVA) of *S. punctatus* populations in different river sections of Qijiang River

变异来源	自由度 df	平方和	变异组分	变异百分比(%)
群体间	8	28.423	0.0461	1.72
群体内	176	463.112	2.6313	98.28
总计	184	491.535	2.6774	

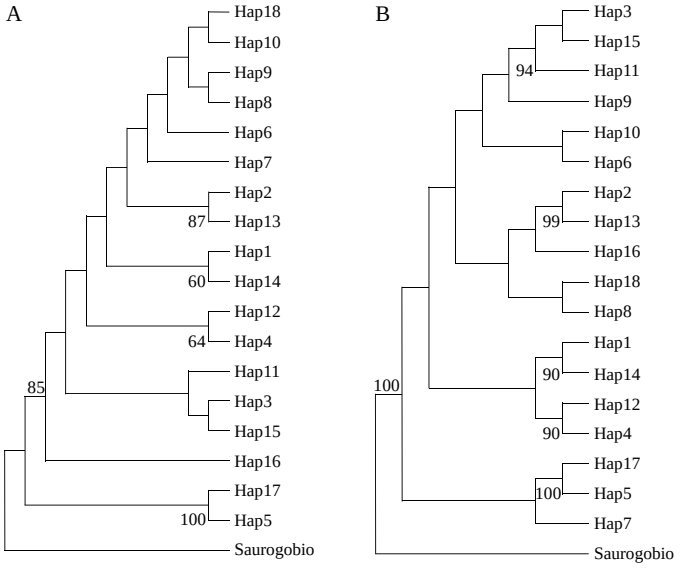

图 2 基于 Cyt *b*、*CO* I 及 D-loop 序列串联分析的綦江斑点蛇鮈单倍型最大似然树(A)与贝叶斯树(B)

Fig.2 Maximum-likelihood tree (A) and Bayesian tree (B) of haplotype of *S. punctatus* in the Qijiang River based on concatenated Cyt *b*, *CO* I and D-loop sequences

2.3 系统发育分析

基于三个序列的串联序列，以蛇鮈(Genbank 登录号为：NC-022845.1)为外类群，采用最大似然法(ML)和贝叶斯法(BI)对 18 个单倍型构建系统发育树(图 2)。在 ML 法构建的系统发育树中，仅有少数分支节点的迭代支持率超过 60%；在 BI 法构建的系统发育树中，较高的后验概率主要集中在靠近末端的

部分内节点，而远离末端的分支节点支持度较低。总体来看，两种方法构建的系统发育树多数分支节点支持度较低，拓扑结构稳定性有限，各单倍型也未形成清晰的谱系分支。

使用 PopArt 软件以“TCS Network”程序构建了单倍型进化网络关系(图 3)，网络整体呈以 Hap6 为中心的辐射状格局。图中可辨识出一个较为明显的分支，该分支由 Hap7、Hap5 和 Hap17 组成。在个体组成方面，綦江斑点蛇鮈共检出的 18 种单倍型中，所有群体共有的单倍型仅有单倍型 Hap1。S3 群体所具有的单倍型最多，还有 5 个独有单倍型(Hap10、Hap13-16)；S9 群体的单倍型最少，仅为 3 个，无独有单倍型；S2 和 S8 群体各具有 1 个独有单倍型，分别为 Hap9 和 Hap18，其余采样点未检测到独有单倍型。

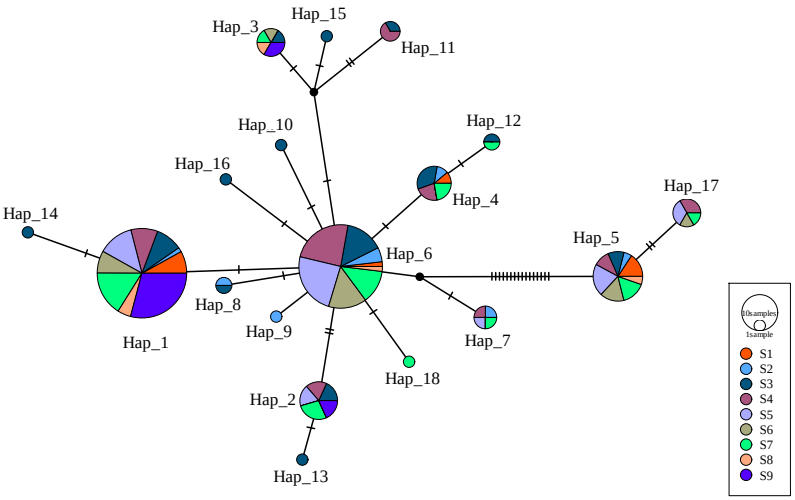

图 3 基于 Cyt *b*、*CO* I 及 D-loop 串联序列分析的綦江斑点蛇鮈单倍型网络图

Fig. 3 Haplotype network of *S. punctatus* in the Qijiang River based on concatenated Cyt *b*, *CO* I and D-loop sequences

2.4 种群历史动态分析

基于 3 段序列串联数据，对綦江不同斑点蛇鮈群体开展核苷酸错配分布分析(图 4)以及 Tajima's *D* 和 Fu's F_s 中性检验(表 3)，以探究其种群历史动态。结果显示，仅 S2、S3 和 S8 群体的 Tajima's *D* 为显著负值($P<0.05$)，但 Fu's F_s 值均未达到显著水平($P>0.05$)，其余群体的 Tajima's *D* 和 Fu's F_s 值也均不显著。所有群体及总群体的错配分布图均表现为双峰或多峰分布，不符合典型种群扩张所对应的单峰分布特征，说明总群体及各江段群体均未检测到明确的种群统计学意义上的近期扩张信号。贝叶斯天际线图(Bayesian skyline plot, BSP)结果（图 5）显示该物种有效种群大小在历史上存在一定波动。

3 讨论

3.1 梯级水坝对綦江斑点蛇鮈遗传多样性的影响

斑点蛇鮈与蛇鮈为近缘种，准确鉴定研究对象是开展群体遗传分析的前提。已有分类学研究基于形态和 Cyt *b* 序列支持斑点蛇鮈为有效物种[8]。本研究系统发育分析亦以蛇鮈作为外类群，结果未发现斑点蛇鮈单倍型与蛇鮈混合聚类。需要说明的是，本研究中 Cyt *b*、*CO* I 和 D-loop 序列主要用于斑点蛇鮈种内群体遗传结构分析，而非用于斑点蛇鮈与蛇鮈的分类学界定。遗传多样性是生物多样性的重要组成部分，其水平能够反映种群内部遗传变异的丰富程度[35]，单倍型多样性和核苷酸多样性则是衡量种群遗传变异的常用指标[36]。D-loop 控制区序列通常被认为是 mtDNA 中变异速率最快的区域，相较于 Cyt *b* 和 *CO* I 等序列，在种群内部及近缘类群遗传结构分析中应用较为广泛[37-38]。而本研究结果显示，在变异位点数和平均核苷酸差异数方面，Cyt *b* 序列表现最高，D-loop 序列反而最低，说明 Cyt *b* 序列在本研究斑点蛇鮈样本中能够提供更多有效变异信息。该结果与长麦穗鱼(*Pseudorasbora elongata*)[39]、太湖新银鱼(*Neosalanx taihuensis*)[40]等鱼类的研究结论一致。因此相较于 D-loop 序列，Cyt *b* 序列可能更适合作为斑点蛇鮈群体遗传学研究的分子标记。

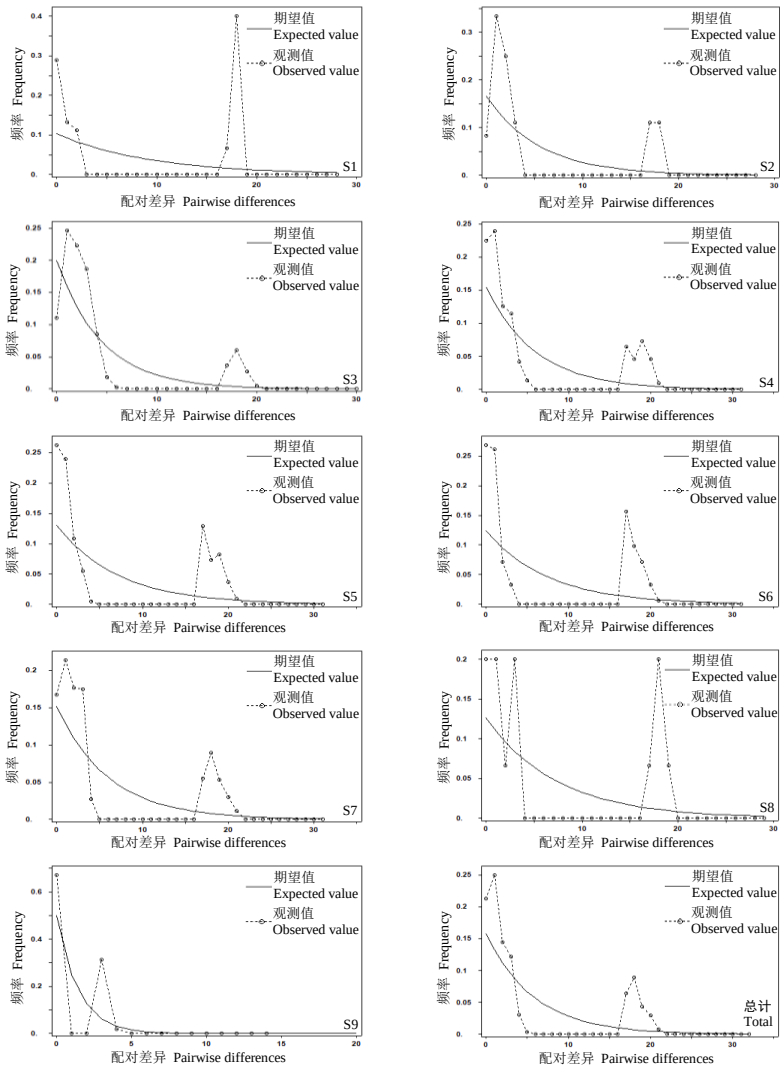

图 4　綦江不同斑点蛇鮈群体和总群体的核苷酸错配分布

Fig.4 Mismatch distributions of *S. punctatus* populations from different river sections of the Qijiang River and of the total population

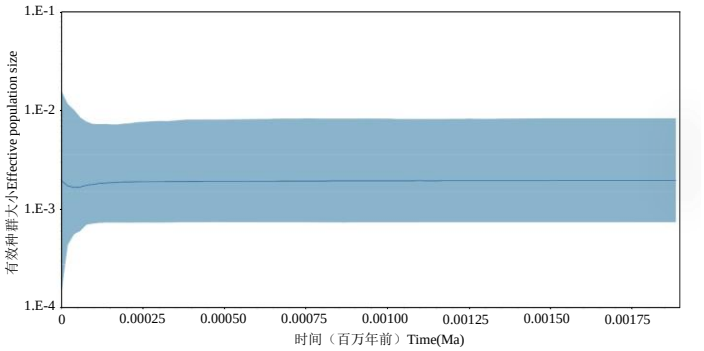

图 5　基于 BSP 分析的綦江斑点蛇鮈总群体有效种群大小相对变化趋势图

Fig. 5 Relative trend of effective population size of S. punctatus in Qijiang River inferred from Bayesian skyline plot (BSP)

将本研究中 Cyt *b* 与 D-loop 序列的分析结果与李小兵等[10]和刘玉莹[11]的研究结果进行比较可见(表7)，綦江斑点蛇鮈群体的核苷酸多样性与赤水河和长江中游群体处于相近水平，但明显低于长江上游干流及嘉陵江群体，而其单倍型多样性则低于所有对比水域群体，表明綦江斑点蛇鮈种群的遗传多样性整体处于相对较低水平。在此基础上，串联序列结果进一步显示，綦江斑点蛇鮈总体表现出较高的单倍型多样性(0.787 ± 0.019)和较低的核苷酸多样性(0.0020 ± 0.0002)，这一格局与长江上游斑点蛇鮈种群基本一致[10]。

表 7 不同种群斑点蛇鮈的遗传多样性指标对比

Tab.7 Comparison of genetic diversity indexes of different populations of *S. punctatus*

基因序列	种群	单倍型多样性	核苷酸多样性	平均核苷酸差异数
Cyt *b*	綦江	0.391±0.044	0.0027±0.0004	3.018
	赤水河	0.736	0.0027	2.958
	长江上游干流	0.843	0.0040	4.368
	长江中游	0.752	0.0028	3.098
D-loop	綦江	0.398±0.042	0.0012±0.0001	1.012
	嘉陵江	0.879	0.0361	32.257

从空间分布看，綦江各采样点斑点蛇鮈遗传多样性存在一定差异，但并未随着梯级水坝的分布表现出稳定的上游递减或下游递增趋势，说明现阶段梯级水坝尚未在整个研究江段内造成一致性的遗传多样性衰减。已有研究表明，水坝对鱼类遗传多样性的影响常具有明显的物种差异和空间异质性，其作用强度与物种扩散能力、繁殖策略、有效群体大小、阻隔持续时间及局地水文条件等因素有关[6,41-42]。长距离洄游或对河流纵向连通性依赖较强的鱼类，更容易因坝体阻隔导致迁移受限、繁殖补充削弱和有效群体大小下降，进而出现遗传多样性降低或群体分化增强[43-45]。斑点蛇鮈属于河流底层杂食性小型鱼类，产黏性卵，并非典型长距离洄游鱼类[8,10-11]，其生活史特征可能使其对连续纵向通道的依赖程度低于洄游性鱼类。因此，梯级水坝对斑点蛇鮈的遗传影响未必表现为全江段遗传多样性的同步下降，而可能先在阻隔强度较高或补充来源受限的局部江段显现。本研究中，最上游 S9 群体的单倍型多样性和核苷酸多样性均明显低于其他群体，提示上游局部江段可能已出现遗传多样性下降迹象；而其余群体遗传多样性未表现出与坝体分布相对应的规律性变化，说明这种局部信号尚未扩展为整个研究江段的一致性遗传多样性衰减。考虑到 S1、S2、S6、S8 和 S9 样本量低于 30 尾，尤其 S2 和 S8 样本量较少，局部遗传多样性估计仍存在一定不确定性，本文主要结合总体样本、遗传分化、基因流、AMOVA 和单倍型网络进行综合判断。后续研究可结合微卫星、SNP 等核基因标记及长期连续监测，进一步验证其遗传多样性的变化趋势。

3.2 梯级水坝对綦江斑点蛇鮈遗传结构的影响

河流阻隔通常先通过限制个体扩散与削弱基因交流改变种群遗传结构，并可能在更长时间尺度上进一步影响遗传多样性[43,46]。根据 Wright 和 Balloux 等提出的分化等级划分标准[47-48]，本研究中除 S9 群体与部分群体间 F_{st} 值较高外，綦江大多数斑点蛇鮈群体间 F_{st} 值处于低分化水平。结合目前对基因流强度的界定标准[49]，所有群体间的 N_m 均大于 1，表明不同采样点间仍维持一定程度的基因交流。AMOVA 分析显示，98.28%的分子变异来自群体内，仅 1.72%来自群体间，进一步表明綦江斑点蛇鮈遗传变异主要存在于群体内部。在谱系关系上，系统发育树和单倍型网络图均未出现明显的按坝体分隔或按江段聚类的谱系结构。上述结果共同表明，在本研究所覆盖的 80 km 江段范围内，斑点蛇鮈尚未形成显著的全江段遗传隔离格局，现阶段总体遗传结构仍以群体内部变异为主。

尽管总体遗传结构分化较弱，最上游 S9 群体仍表现出较为明确的局部分化特征。该群体与其余群体之间的 F_{st} 值均较高，且达到显著或极显著水平，同时其遗传多样性也最低。结合其空间位置及上游坝体特征来看，S9 位于羊蹄洞库区上游。该坝蓄水高程最高，坝前坝后水位落差也最大，且设有翻板闸门。

已有研究表明，坝高、坝型及闸坝运行条件都会影响鱼类的通行效率和上溯扩散能力，且小型鱼类对过坝水动力条件也较为敏感[50-51]。因此，羊蹄洞坝体及其运行方式可能降低了 S9 群体与下游群体之间的扩散机会，但其具体阻隔强度仍需结合水文过程、过坝条件和长期监测数据进一步验证。同时，河流基因流本身具有上下游不对称性[52]，该上游群体在补充来源有限的情况下更容易受到局部孤立和遗传漂变影响，从而形成与下游群体不同的遗传特征。

除坝体物理阻隔外，綦江流域频繁的季节性洪水过程可能在一定程度上改变不同江段之间的实际连通状态。在高流量条件下，部分低水头坝、翻板闸或闸门式坝体的可通过性可能短时间提高，闸坝开启、水位抬升及溢流过程也可能为部分个体的下行扩散或局部跨坝交流提供机会[50,53]。这种间歇性连通并不意味着坝体阻隔作用消失，但可能有助于维持群体间有限的基因交流，从而解释本研究中多数群体间 F_{st} 值较低、N_m 值较高，以及单倍型未按坝体分隔形成清晰谱系结构的现象。由此可见，斑点蛇鮈遗传结构的形成并非仅受坝体阻隔控制，还与阻隔持续时间、基因交流强度、有效群体大小、物种扩散能力及局地水文过程等因素共同相关。结合斑点蛇鮈底层小型鱼类的生态习性，本研究中总体分化较弱更可能反映了多因素共同作用下的阶段性遗传格局，而不宜简单归因于某一单一因素。

为进一步检验群体分化是否随坝体数量增加而增强，本文将成对群体间的 F_{st} 值和遗传距离与水坝间隔数进行了相关性分析。考虑到最上游 S9 群体已表现出较明显的局部分化信号，可能对整体相关趋势产生较大影响，本文在保留总体判断的基础上，对去除该局部效应后的关系进行了补充检验。结果显示(表 8)，遗传分化指数和遗传距离与水坝间隔数均无显著相关性($P > 0.05$)，说明在本研究尺度下，群体间分化程度并未随着间隔水坝数量增加而呈现线性增强趋势。这一结果表明，水坝阻隔效应并非简单取决于水坝数量，还与坝高、坝型、运行方式及局地水文改变程度有关[54–56]。鉴于水坝建设年份并不完全等同于鱼类群体所经历的有效阻隔时间，且本研究缺乏建坝前历史样本和连续时间序列样本，现有数据尚不足以支持水坝阻隔时间与遗传多样性之间的定量因果分析。综合来看，綦江梯级水坝尚未显著改变斑点蛇鮈的总体遗传结构，但最上游群体已表现出一定程度的局部遗传分化，提示上游高强度阻隔江段可能已出现早期遗传响应。

表 8　綦江斑点蛇鮈遗传分化与间隔水坝数量的相关性分析

Tab.8 Correlation analysis between genetic differentiation of *S. punctatus* and the number of intervening dams in the Qijiang River

变量	因变量	结果值				
		β	R^2	t	P	F
水坝间隔数	F_{st} 值	-0.312	0.097	-1.673	0.106	2.797
	遗传距离值	0.153	0.024	0.792	0.436	0.627

β：标准化回归系数; R^2：解释度; t：线性回归检验统计量 P：显著性; F 显著性统计量

3.3 綦江斑点蛇鮈的种群历史动态

核苷酸错配分布和中性检验常用于推断种群历史动态。一般而言，当错配分布呈现光滑单峰，且 Tajima's D 和 Fu's F_s 表现为显著负值时，种群通常被认为经历过扩张过程[57-58]。本研究中，綦江斑点蛇鮈总群体及各江段群体的错配分布均为双峰或多峰，中性检验结果也未呈现一致的显著负值。虽然 S2、S3 和 S8 群体的 Tajima's D 达到显著水平，但 Fu's Fs 均不显著，且 S2 和 S8 样本量较少，个别采样点的单一检验结果不宜作为判断种群扩张的主要依据。综合错配分布、中性检验和总体群体结果来看，綦江斑点蛇鮈尚未检测到明确的近期种群扩张信号，其当前遗传变异格局可能是在长期历史过程、遗传漂变和群体间基因交流共同作用下形成的。

BSP 分析显示，綦江斑点蛇鮈有效种群大小在历史上存在一定波动，但未提供种群快速扩张的明确证据，该结果与错配分布和中性检验未支持明确扩张信号的判断基本一致。由于本研究采用的分子进化速率来源于鱼类线粒体 DNA 序列的经验估计值，且缺乏斑点蛇鮈物种特异性的突变速率和独立时间校准点，因此 BSP 结果更适合用于描述有效种群大小的相对变化趋势，而不适合用于精确界定近几十年内梯级水坝建设与种群数量变化之间的时间对应关系[59-60]。尽管如此，mtDNA 序列仍能够有效揭示綦江斑

点蛇鮈的遗传变异组成、单倍型分布和历史动态背景，为判断梯级水坝背景下该物种的遗传响应提供了重要基础。结合遗传多样性、F_{st}、N_m、AMOVA 及单倍型网络结果可以看出，綦江斑点蛇鮈尚未出现明显的全江段遗传结构重塑，但最上游 S9 群体已表现出局部遗传分化和较低遗传多样性。后续结合核基因标记和连续时间序列样本，将有助于进一步评估这种局部分化是否会在持续阻隔条件下加深。

4 结论

Cyt *b* 相较于 *CO* I 与 D-loop 具有较高的变异信息量，可能更适合作为斑点蛇鮈遗传多样性研究的分子标记。基于 3 序列的串联分析，綦江斑点蛇鮈遗传多样性整体较低，但不同江段群体未表现出与梯级水坝分布一致的衰减趋势。除最上游群体外，多数群体间分化较弱、基因交流较强，系统发育关系和单倍型分布也未显示出与梯级水坝分布相对应的群体分化格局，说明梯级水坝对其总体遗传结构影响有限，但局部上游群体已出现分化信号。种群历史动态分析未检测到明确扩张信号。总体而言，在本研究所覆盖的空间尺度和分子标记条件下，綦江斑点蛇鮈尚未表现出与梯级水坝分布完全对应的全江段遗传分化格局，但最上游群体已出现局部分化和较低遗传多样性信号。该格局可能与局部阻隔、上游补充来源有限、历史本底和遗传漂变等因素共同相关，后续仍需结合核基因标记、建坝历史资料和长期监测样本作进一步验证。

5 参考文献

[1] 朱道清. 中国水系辞典. 第 2 版. 青岛: 青岛出版社, 2007.

[2] Fu YH, Ding YS. Overbank flow and runoff simulation using two-dimensional diffusion-wave method. *Journal of China Hydrology*, 2023, **43**(6): 1-7. DOI: 10.19797/j.cnki.1000-0852.20220346. [付远航,丁永生.河段溢流的二维扩散波法径流模拟.水文,2023,**43**(6):1-7.]

[3] Tian MJ, Kuang L, Hai C *et al*. Analysis on the actual situation and influence system of 80 years heavy rain in Qijiang River Basin. *Mid-low Latitude Mountain Meteorology*, 2022, **46**(4): 40-44, 50. [田茂举, 旷兰, 海川等. 綦江流域 80a 一遇特大暴雨实况与影响系统分析.中低纬山地气象, 2022, **46**(4): 40-44, 50.]

[4] Song N, Yao W, Li CW. Urban planning and flood control strategy of Qijiang District of Chongqing City. *Yangtze River*, 2021, **52**(11): 16-21, 27. [宋妮, 要威, 李昌文. 重庆市綦江城区城市规划与防洪策略研究. 人民长江, 2021, **52**(11): 16-21, 27.]

[5] Tao GL. Development and prospect of channelization engineering in China. *Advances in Science and Technology of Water Resources*, 1995, **15**(4): 3-7, 34. [陶桂兰. 我国渠化工程的发展与展望. 水利水电科技进展, 1995, **15**(4): 3-7, 34.]

[6] Chen QW, Li QY, Lin YQ *et al*. River damming impacts on fish habitat and associated conservation measures. *Reviews of Geophysics*, 2023, **61**(4): e2023RG000819. DOI: 10.1029/2023RG000819.

[7] Li XQ, Wu KY, Ni DF *et al*. Impacts of cascade dams on the diversity of fish species in an important tributary of the upper reaches of Yangtze River based on environmental DNA technology: A case study of Qijiang River. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, **44**(19): 8865-8883. DOI: 10.20103/j.stxb.202307181531. [李筱芹, 吴开阳, 倪达富等. 基于环境 DNA 技术的梯级水坝对长江上游重要支流鱼类多样性的影响研究——以綦江为例. 生态学报, 2024, **44**(19): 8865-8883.]

[8] Tang QY, Li XB, Yu D *et al*. *Saurogobio punctatus* sp. Nov., a new cyprinid gudgeon (Teleostei: Cypriniformes) from the Yangtze River, based on both morphological and molecular data. *Journal of Fish Biology*, 2018, **92**(2): 347-364. DOI: 10.1111/jfb.13498.

[9] Chen L, Zhang XY, Liu HZ. Phylogenetic relationships of the pseudogobionini group (Teleostei: Cyprinidae) with selection pressure analyses to genes of mitochondrial genome. *Fishes*, 2023, **8**(4): 201. DOI: 10.3390/fishes8040201.

[10] Li XB, Tang QY, Yu D *et al*. Population genetic structure and geographic differentiation of *Saurogobio punctatus*(Teleostei, Cypriniformes, Cyprinidae) in the Yangtze River Basin based on cytochrome b gene sequences. *Sichuan Journal of Zoology*, 2018, **37**(3): 251-259. [李小兵, 唐琼英, 俞丹等. 基于线粒体细胞色素 b 基因序列探讨长江流域斑点蛇种群遗传结构和地理分化. 四川动物, 2018, **37**(3): 251-259.]

[11]刘玉莹. 嘉陵江干流蛇鮈和斑点蛇鮈的种群遗传学研究[学位论文]. 南充: 西华师范大学, 2020.

[12] Chen SH, Ou YJ, Li JE. Mitochondrial DNA and its progresses in fish. *Biotechnology Bulletin*, 2011, **27**(3): 13-20. [陈四海, 区又君, 李加儿. 鱼类线粒体 DNA 及其研究进展. 生物技术通报, 2011, **27**(3): 13-20.]

[13] Xiao WH, Zhang YP. Genetics and evolution of mitochondrial DNA in fish. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2000, **24**(4): 384-391. [肖武汉, 张亚平. 鱼

类线粒体 DNA 的遗传与进化. 水生生物学报, 2000, **24**(4): 384-391.]

[14] Cermakova E, Lencova S, Mukherjee S *et al*. Identification of fish species and targeted genetic modifications based on DNA analysis: State of the art. *Foods*, 2023, **12**(1): 228. DOI: 10.3390/foods12010228.

[15] Zardoya R, Meyer A. Phylogenetic performance of mitochondrial protein-coding genes in resolving relationships among vertebrates. *Molecular Biology and Evolution*, 1996, **13**(7): 933-942. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025661.

[16] Miya M, Nishida M. Use of mitogenomic information in teleostean molecular phylogenetics: A tree-based exploration under the maximum-parsimony optimality criterion. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2000, **17**(3): 437-455. DOI: 10.1006/mpev.2000.0839.

[17] Lee WJ, Conroy J, Howell WH *et al*. Structure and evolution of teleost mitochondrial control regions. *Journal of Molecular Evolution*, 1995, **41**(1): 54-66. DOI: 10.1007/BF00174041.

[18] Xiao WH, Zhang YP, Liu HZ. Molecular systematics of Xenocyprinae (Teleostei: Cyprinidae): Taxonomy, biogeography, and coevolution of a special group restricted in east Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2001, **18**(2): 163-173. DOI: 10.1006/mpev.2000.0879.

[19] Ward RD, Zemlak TS, Innes BH *et al*. DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2005, **360**(1462): 1847-1857. DOI: 10.1098/rstb.2005.1716.

[20] Liu HZ, Tzeng CS, Teng HY. Sequence variations in the mitochondrial DNA control region and their implications for the phylogeny of the Cypriniformes. *Canadian Journal of Zoology*, 2002, **80**(3): 569-581. DOI: 10.1139/z02-035.

[21] Librado P, Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 2009, **25**(11): 1451-1452. DOI: 10.1093/bioinformatics/btp187.

[22] Excoffier L, Lischer HEL. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 2010, **10**(3): 564-567. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x.

[23] Tajima F. The effect of change in population size on DNA polymorphism. *Genetics*, 1989, **123**(3): 597-601. DOI: 10.1093/genetics/123.3.597.

[24] Fu YX. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 1997, **147**(2): 915-925. DOI: 10.1093/genetics/147.2.915.

[25] Tamura K, Stecher G, Kumar S. MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 2021, **38**(7): 3022-3027. DOI: 10.1093/molbev/msab120.

[26] Wilgenbusch JC, Swofford D. Inferring evolutionary trees with PAUP. *Current Protocols in Bioinformatics*, 2003, **0**(1): 6.4.1-6.4.28. DOI: 10.1002/0471250953.bi0604s00.

[27] Nylander J, MrModeltest V2. Program Distributed by the Author. *Bioinformatics*, 2004, **24**: 581-583.

[28] Bandelt HJ, Forster P, Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 1999, **16**(1): 37-48. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036.

[29] Leigh JW, Bryant D. Popart: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 2015, **6**(9): 1110-1116. DOI: 10.1111/2041-210X.12410.

[30] Drummond AJ, Rambaut A. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, 2007, **7**(1): 214. DOI: 10.1186/1471-2148-7-214.

[31] Ho SYW, Shapiro B. Skyline-plot methods for estimating demographic history from nucleotide sequences. *Molecular Ecology Resources*, 2011, **11**(3): 423-434. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2011.02988.x.

[32] Durand JD, Tsigenopoulos CS, Ünlü E *et al*. Phylogeny and biogeography of the family Cyprinidae in the middle east inferred from cytochrome b DNA—Evolutionary significance of this region. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2002, **22**(1): 91-100. DOI: 10.1006/mpev.2001.1040.

[33] He YF, Zhu YJ, Gong JL *et al*. Genetic diversity and population demography of *Coreius guichenoti* from the middle and lower reaches of the Jinsha river. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, **46**(1): 37-47. DOI: 10.7541/2021.2020.255. [何勇凤, 朱永久, 龚进玲等. 金沙江中下游圆口铜鱼遗传多样性与种群历史动态分析.水生生物学报, 2022, **46**(1): 37-47.]

[34] Rambaut A, Drummond AJ, Xie D *et al*. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using tracer 1.7. *Systematic Biology*, 2018, **67**(5): 901-904. DOI: 10.1093/sysbio/syy032.

[35] Hoban S, Bruford MW, Funk WC *et al*. Global commitments to conserving and monitoring genetic diversity are now necessary and feasible. *BioScience*, 2021, **71**(9): 964-976. DOI: 10.1093/biosci/biab054.

[36] Brooks TM, Cuttelod A, Faith DP *et al*. Why and how might genetic and phylogenetic diversity be reflected in the identification of key biodiversity areas *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, *Biological Sciences*, 2015, **370**(1662): 20140019. DOI: 10.1098/rstb.2014.0019.

[37] Lunt DH, Whipple LE, Hyman BC. Mitochondrial DNA variable number tandem repeats (VNTRs): Utility and problems in molecular ecology. *Molecular Ecology*, 1998, **7**(11): 1441-1455. DOI: 10.1046/j.1365-294x.1998.00495.x.

[38] Rong CZ, Zu GZ, Hu JH *et al*. Structure of mitochondrial DNA control region and genetic diversity of *Misgurnus anguillicaudatus*. *South China Fisheries Science*, 2011, **7**(5): 55-62. DOI: 10.3969/j.issn.2095-0780.2011.05.009. [荣朝振, 祖国掌, 胡建华等. 泥鳅线粒体 DNA 控制区结构分析及遗传多样性研究.南方水产科学, 2011, **7**(5): 55-62.]

[39] Yang XG, Xia MQ, Jiang JC *et al*. Genetic diversity of *Pseudorasbora elongata* based on mitochondrial Cyt b gene and D-loop region sequences. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2023, **30**(8): 1031-1041. DOI: 10.12264/JFSC2023-0153. [杨晓鸽, 夏美琪, 姜洁晨等. 基于线粒体 Cyt b 基因和 D-loop 区序列的长麦穗鱼遗传多样性研究. 中国水产科学, 2023, **30**(8): 1031-1041.]

[40] Zhao L, Xie BG, Liu ZJ *et al*. Molecular structure and DNA substitution rate of the mitochondrial control region and cytochrome b in Taihu salangid, *Neosalanx taihuensis*. *Chinese Journal of Zoology*, 2010, **45**(2): 27-38. [赵亮, 谢本贵, 刘志瑾等. 太湖新银鱼线粒体 D-loop 和 Cyt b 片段序列结构与进化速率比较. 动物学杂志, 2010, **45**(2): 27-38.]

[41] Gehri RR, Gruenthal K, Larson WA. It's complicated: Heterogeneous patterns of genetic structure in five fish species from a fragmented river suggest multiple processes can drive differentiation. *Evolutionary Applications*, 2021, **14**(8): 2079-2097. DOI: 10.1111/eva.13268.

[42] Blanchet S, Rey O, Etienne R *et al*. Species-specific responses to landscape fragmentation: Implications for management strategies. *Evolutionary Applications*, 2010, **3**(3): 291-304. DOI: 10.1111/j.1752-4571.2009.00110.x.

[43] Beer SD, Bartron ML, Argent DG *et al*. Genetic assessment reveals population fragmentation and inbreeding in populations of brook trout in the laurel hill of Pennsylvania. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2019, **148**(3): 620-635. DOI: 10.1002/tafs.10153.

[44] Chan JCF, Lam BYK, Dudgeon D *et al*. Global consequences of dam-induced river fragmentation on diadromous migrants: A systematic review and meta-analysis. *Biological Reviews*, 2025, **100**(5): 2020-2037. DOI: 10.1111/brv.70032.

[45] Ferreira DG, Souza-Shibatta L, Shibatta OA *et al*. Genetic structure and diversity of migratory freshwater fish in a fragmented Neotropical river system. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2017, **27**(1): 209-231. DOI: 10.1007/s11160-016-9441-2.

[46] Xiong MH, Yan SX, Shao K *et al*. Genetic structure analysis of *Coreius guichenoti* population under the barrier of Xiangjiaba hydropower station. *Freshwater Fisheries*, 2014, **44**(6): 65-73. [熊美华, 闫书祥, 邵科等. 向家坝水电站阻隔背景下圆口铜鱼种群遗传结构分析. 淡水渔业, 2014, **44**(6): 65-73.]

[47] Wright S. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics*, 1949, **15**(1): 323-354. DOI: 10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x.

[48] Balloux F, Lugon-Moulin N. The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 2002, **11**(2): 155-165. DOI: 10.1046/j.0962-1083.2001.01436.x.

[49] Petit RJ, Excoffier L. Gene flow and species delimitation. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, **24**(7): 386-393. DOI: 10.1016/j.tree.2009.02.011.

[50] Hu XZ, Zhang YY, Yang F *et al*. An efficiency analysis of the low-head gate Dam Fishway for freshwater fish ascending Liuxi River in South China. *Ecological Engineering*, 2020, **158**: 106018. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2020.106018.

[51] Wilkes MA, McKenzie M, Webb JA. Fish passage design for sustainable hydropower in the temperate Southern Hemisphere: An evidence review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2018, **28**(1): 117-135. DOI: 10.1007/s11160-017-9496-8.

[52] Junker J, Peter A, Wagner CE *et al*. River fragmentation increases localized population genetic structure and enhances asymmetry of dispersal in bullhead (*Cottus gobio*). *Conservation Genetics*, 2012, **13**(2): 545-556. DOI: 10.1007/s10592-011-0306-x.

[53] Shaw EA, Lange E, Shucksmith JD *et al*. Importance of partial barriers and temporal variation in flow when modelling connectivity in fragmented river systems. *Ecological Engineering*, 2016, **91**: 515-528. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2016.01.030.

[54] Wang ZS, Wang XD, Wu B *et al*. Fish diversity in the Yongning River, a tributary with small cascade dams in the Upper Yangtze River. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, **43**(23): 9643-9661. DOI: 10.20103/j.stxb.202210263042. [王泽松, 王小东, 吴波等. 小型水坝梯级开发对永宁河流域鱼类多样性的影响. 生态学报, 2023, **43**(23): 9643-9661.]

[55] Anderson D, Moggridge H, Warren P *et al*. The impacts of 'run-of-river' hydropower on the physical and ecological condition of rivers. *Water and Environment Journal*, 2015, **29**(2): 268-276. DOI: 10.1111/wej.12101.

[56] Zhuo Y, Li JL, Li YQ *et al*. Spatial distribution pattern of fish multifaceted biodiversity in the longyangxia reservoir. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2024, **48**(3): 504-512. DOI: 10.7541/2023.2023.0052. [卓玉, 李钧乐, 李英钦等. 龙羊峡水库鱼类多维多样性空间分布格局. 水生生物学报, 2024, **48**(3): 504-512.]

[57] Xia C, Zhang YY, Dai FB *et al*. Genetic diversity status of silver carp and its contributing factors in the Yangtze River. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2022, **29**(11): 1612-1624. DOI: 10.12264/JFSC2022-0135. [夏聪, 张雨阳, 戴逢斌等. 长江干流水系鲢遗传多样性现状及成因分析.中国水产科学, 2022, **29**(11): 1612-1624.]

[58] Jin FP, Li GH, Leng Y *et al*. Genetic diversity analysis of four *Schizothorax* lissolabiatus tsao populations in the middle and upper reaches of the Lancang river. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, **45**(1): 60-68. DOI: 10.7541/2021.2019.253. [金方彭, 李光华, 冷云等. 澜沧江中上游光唇裂腹鱼四个地理群体遗传多样性分析. 水生生物学报, 2021, **45**(1): 60-68.]

[59] Mather N, Traves SM, Ho SYW. A practical introduction to sequentially Markovian coalescent methods for estimating demographic history from genomic data. *Ecology and Evolution*, 2020, **10**(1): 579-589. DOI: 10.1002/ece3.5888.

[60] Ho SYW, Lanfear R, Bromham L *et al*. Time-dependent rates of molecular evolution. *Molecular Ecology*, 2011, **20**(15): 3087-3101. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2011.05178.x.