

基于线粒体 *CO I* 基因滁州地区克氏原螯虾养殖群体遗传多样性分析余红喜¹, 刘帆², 朱国美¹, 任信林¹, 刘鑫鑫², 凌武海¹, 苏时萍^{2*}

(1. 滁州市农业农村技术推广中心, 安徽滁州 239000; 2. 安徽农业大学动物科技学院, 安徽合肥 230036)

摘要 [目的]了解安徽滁州市克氏原螯虾养殖群体的遗传学特征。[方法]基于线粒体细胞色素氧化酶亚基 I (*CO I*) 基因序列, 采用直接测序法分析 8 个克氏原螯虾养殖群体的遗传多样性变化、群体结构和遗传分化情况。[结果]8 个养殖群体共有 25 个变异位点, 包括 15 个简约信息位点和 10 个单碱基变异位点; 序列中 (A+T) 的含量 (67.0%) 明显高于 (G+C) 的含量 (33.0%), 具有明显的 (A+T) 碱基偏倚。遗传多样性分析显示, 全部样本的单倍型多样性指数为 0.373 14, 核苷酸多样性指数为 0.001 72, 呈现低单倍型多样性和低核苷酸多样性, 且单倍型之间不具有明显的地理分化特征, 不同养殖群体之间混杂在一起。群体间遗传分化系数 F_{ST} 为 -0.023 56~0.122 14, 分化程度极低。[结论]滁州市 8 个克氏原螯虾养殖群体的遗传多样性处于较低水平, 建议扩大亲本选种范围, 避免近亲繁殖和盲目交换亲本。

关键词 克氏原螯虾; 线粒体 DNA; *CO I* 基因; 遗传多样性

中图分类号 S966.12 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2022)21-0111-03

doi:10.3969/j.issn.0517-6611.2022.21.026



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Analysis of Genetic Diversity of *P. clarkii* Culture Population in Chuzhou Based on Mitochondrial *CO I* GeneYU Hong-xi¹, LIU Fan², ZHU Guo-mei¹ et al (1. Chuzhou Agricultural and Rural Technology Promotion Center, Chuzhou, Anhui 239000; 2. College of Animal Science and Technology, Anhui Agricultural University, Hefei, Anhui 230036)

Abstract [Objective] To research the genetic characteristics of farmed *Procambarus clarkii* population in Chuzhou City, Anhui Province. [Method] We compared nucleotide sequences of mitochondrial cytochrome oxidase subunit I (*CO I*) gene of mitochondrial DNA (mtDNA) from eight farmed populations to investigate changes in genetic diversity, population structure and genetic differentiation. [Result] The results showed that 8 populations had 25 mutation sites, including 15 parsimony information sites and 10 single-base mutation sites; the content of (A+T) (67.0%) was significantly higher than (G+C) (33.0%), with obvious (A+T) base bias. Genetic diversity analysis showed that the haplotype diversity index of all samples was 0.373 14, and the nucleotide diversity index was 0.001 72. The 8 populations showed low haplotype diversity and oligonucleotide diversity, moreover, the haplotypes do not have obvious geographic differentiation characteristics, but are mixed together among those farmed groups. The coefficient of genetic differentiation among populations F_{ST} was -0.023 56~0.122 14, and the degree of differentiation was extremely low. [Conclusion] The genetic diversity of 8 populations of farmed *Procambarus clarkii* population in Chuzhou City is at a relatively low level. It is suggested to expand the selection range of parents and avoid inbreeding and blind exchange of parents.

Key words *Procambarus clarkii*; Mitochondrial DNA (mtDNA); *CO I* gene; Genetic diversity

克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*), 隶属甲壳纲十足目螯虾科原螯虾属, 俗称小龙虾。自 20 世纪 30 年代传入我国, 在长江流域扩繁^[1], 其味道鲜美, 高蛋白低脂肪^[2], 生命力顽强, 适应性广, 繁殖能力强, 对水质要求不高, 现已遍布于我国中东部地区十余省^[3], 成为我国稻田养殖的主要品种, 养殖面积总量大, 产量居淡水虾类之首^[4]。由于近几年克氏原螯虾养殖面积和规模不断扩大, 受其逆向选择及种苗自繁自育的养殖模式等人为因素的影响, 使得克氏原螯虾个头逐年变小, 病害频发, 种质退化严重, 群体遗传多样性受到严峻考验^[5]。为了恢复与保护克氏原螯虾种质资源, 提供优良品种的选育科学依据, 并提高经济效益, 研究克氏原螯虾遗传多样性与遗传结构至关重要。

线粒体 DNA (mitochondrial DNA, mtDNA) 是保守的共价闭合的双链 DNA 分子, 具有结构简单、进化速度快、无重组、多拷贝、母系遗传等特点。线粒体细胞色素氧化酶亚基 I (*CO I*) 作为蛋白编码基因的一员, 在分子标记上是研究最

为清楚的线粒体基因之一, 也有学者认为, 相比其他线粒体基因, *CO I* 基因是更为理想和常用的分子标记^[6]。徐浩文等^[7]分析了 8 个地理种群红条毛肤石鳖 *CO I* 基因的遗传多样性, 单倍型遗传多样性数据显示, 多样性数值较高, 核苷酸多样性较低, 结果表明, 红条毛肤石鳖北方群体的遗传多样性与南方群体存在差异, 2 个群体应该分别采取相应措施来保护遗传多样性; 李大命等^[8]基于线粒体 *CO I* 基因序列分析江苏省 4 个太湖新银鱼群体遗传多样性, 结果表明 4 个太湖新银鱼种群偏离中性进化, 历史上经历过种群扩张; 刘士力等^[9]分析了红螯螯虾养殖群体线粒体 *CO I* 基因序列的遗传结构, 结果表明, 5 个红螯螯虾养殖群体的遗传多样性存在差异, 群体间存在着一定的基因交流; 轩中亚等^[10]基于线粒体 *CO I* 序列分析中华绒螯蟹养殖群体与野生群体遗传多样性与遗传结构, 发现野生中华绒螯蟹遗传多样性较低, 尤其是在长江水系, 不同地理群体之间的种质混杂情况较为严重, 反映了过度捕捞对种质资源的极大破坏。然而, 有关克氏原螯虾养殖群体线粒体 *CO I* 基因序列遗传多样性的研究鲜见报道。

安徽省滁州市稻田养殖克氏原螯虾至今已有 25 年, 养殖群体分布广泛, 也是最早开展克氏原螯虾种苗繁育的地区之一, 以该地区为代表, 研究克氏原螯虾养殖群体遗传多样

基金项目 滁州市乡村振兴农业专项发展专项资金项目; 滁州市科技计划项目; 滁州市第一批“113”产业创新团队; 安徽省水产产业体系 ([2021]711)。**作者简介** 余红喜(1984—), 男, 安徽阜阳人, 工程师, 从事水产养殖研究。*通信作者, 副教授, 博士, 从事水产动物遗传与育种研究。**收稿日期** 2021-11-25

性具有良好的代表性。笔者基于线粒体 *CO I* 基因序列,分析了安徽滁州市 8 个克氏原螯虾养殖群体的遗传多样性与群体结构,探究其养殖群体的遗传多样性现状,为更高效地开发利用安徽省克氏原螯虾种质资源及开展种质资源评估提供参考依据和科学指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料 样品采自安徽省滁州市,分别为全椒县潘氏生态农业发展有限公司(F_1)、全椒县赤镇龙虾经济合作社(F_2)、全椒县金顺家庭农场(F_3)、全椒县银花家庭农场(F_4)、定远县曹永明家庭农场(F_5)、定远锦鸿种养殖专业合作社(F_6)、定远县成海家庭农场定远成海生态农场(F_7)、定远县许令国生态种养殖家庭农场(F_8),共 8 个群体 200 个样本。取其背部肌肉组织置于 95% 乙醇中,4 °C 保存,用于线粒体 DNA 抽提。

1.2 试验方法

1.2.1 线粒体 DNA 的抽提。肌肉组织使用 YEASEN 动物组织直接 PCR 试剂盒抽提 DNA,-20 °C 保存。

1.2.2 *CO I* 序列的扩增、测序。*CO I* 引物序列^[11]: LCO1490: 5'-GGTCAA CAAATCATAAAGATATTGG -3'; HC02198:5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA -3',委托上海桑尼生物科技有限公司进行引物合成。PCR 反应体系为 40 μ L,包括 2 \times Tissue Direct PCR Mix 20 μ L,20 mol/L 上下游引物各 1 μ L,DNA 模板 2 μ L,ddH₂O 补足至 40 μ L。扩增程序:94 °C 预变性 5 min;94 °C 变性 30 s,54 °C 退火 30 s,72 °C 延伸 40 s,共 30 个循环;最后一个循环结束后,72 °C 延伸 10 min。

PCR 扩增产物经凝胶电泳初步确定片段长度后,由上海桑尼生物科技有限公司进行产物纯化、测序。

1.2.3 遗传多样性和群体分化分析。序列的比对、碱基组成、遗传距离使用 MEGAX^[12] 进行分析。序列的变异位点、核苷酸多样性(P_i)、单倍型多样性(Hd)、分化系数(F_{ST})使用 DNAsp 5.0^[13] 进行分析。

1.2.4 群体结构分析。单倍型网络图使用 POPART^[14] 构

建。邻接法系统进化树使用 MEGAX^[12] 构建,并进行 1 000 次的 Bootstrap 检验。

2 结果与分析

2.1 遗传多样性和群体分化分析 *CO I* 测序数据经人工校正、比对、去除两端冗余序列和 BLAST 验证序列同源性后,共获得 182 条长度为 655 bp 的 *CO I* 序列用于下游分析,182 条序列共检出 25 个变异位点,包括 15 个简约信息位点和 10 个单碱基变异位点;碱基平均含量为 T(40.0%),C(13.0%),A(27.0%)和 G(20.0%),具有明显的(A+T)碱基偏倚。遗传多样性分析显示(表 1),多数群体具有较低的单倍型多样性(0.13~0.41<0.50),仅 F_7 组拥有较高的单倍型多样性(Hd=0.82)。核苷酸多样性与单倍型多样性趋势一致,但所有群体均较低。总体来说,8 个群体整体呈现低单倍型多样性及低核苷酸多样性的遗传多样性现状。

群体分化分析显示(表 2),8 个养殖群体间发生了不同程度的分化,从轻微分化($F_{ST}<0.05$)到中等分化($0.05<F_{ST}<0.15$)不等。其中,高分化系数主要集中在 F_7 组与其他组之间,如 F_7 组与 F_1 组分化系数最高($F_{ST}=0.12214$),而其他组之间分化系数较低,多数低于 0.05,可以认为没有分化,如 F_6 组与 F_8 组分化系数最低($F_{ST}=-0.02356$)。此外,相同的趋势在群体间遗传距离中也得到了验证。

表 1 克氏原螯虾养殖群体的遗传多样性参数

Table 1 Genetic diversity of farmed *P. clarkii* populations

群体 Populations	变异位点 S	单倍型 H	单倍型多样性 Hd	核苷酸多样性 P_i
F_1	3	3	0.37	0.000 86
F_2	2	3	0.23	0.000 36
F_3	9	5	0.41	0.002 09
F_4	8	5	0.55	0.001 90
F_5	7	3	0.18	0.000 97
F_6	10	3	0.14	0.001 44
F_7	20	12	0.82	0.004 24
F_8	8	3	0.13	0.000 91
总体 Total	25	26	0.37	0.001 72

表 2 克氏原螯虾养殖群体的 F_{ST} (对角线下)与群体间遗传距离(对角线上)

Table 2 F_{ST} (below diagonal) and genetic distance between populations (above diagonal) among farmed *P. clarkii* populations

群体 Populations	F_1	F_2	F_3	F_4	F_5	F_6	F_7	F_8
F_1		0.000 63	0.001 58	0.001 51	0.000 98	0.001 20	0.002 93	0.000 94
F_2	0.025 25		0.001 29	0.001 16	0.000 67	0.000 91	0.002 64	0.000 65
F_3	0.057 85	0.039 07		0.002 03	0.001 60	0.001 78	0.003 43	0.001 51
F_4	0.082 28	0.025 86	0.010 08		0.001 47	0.001 78	0.003 28	0.001 47
F_5	0.055 35	0.000 00	0.033 77	0.021 36		0.001 24	0.002 85	0.000 96
F_6	0.029 82	-0.003 94	-0.008 33	0.001 79	0.012 30		0.001 17	0.002 88
F_7	0.122 14	0.119 85	0.066 54	0.055 42	0.076 20	0.086 19		0.003 15
F_8	0.049 89	0.005 50	-0.002 96	0.034 92	0.003 72	-0.023 56	0.096 52	

2.2 群体结构分析 邻接法系统发育树分析显示(图 1),个体并未按照养殖群体地理位置分布聚集成相应的分支,反而混杂在一起,且个体间遗传距离较近。单倍型网络图显示(图 2),共检出 26 种单倍型,其中,Hap_1、Hap_2、Hap_4、Hap_7、Hap_15 为多群体共享单倍型;Hap_2 在群体共享单倍型

中占主要分布,其余均为群体内独有单倍型; F_7 组群体拥有最多的单倍型(12 个)。单倍型的分布方式与系统发育树趋势相同,并未依据地理位置而聚集,而是通过 Hap_2 替换数个碱基后相连接,多数单倍型为群体内部独有。

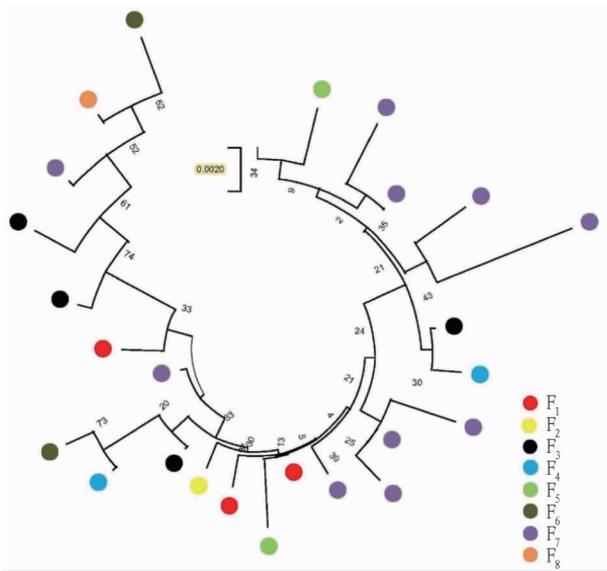


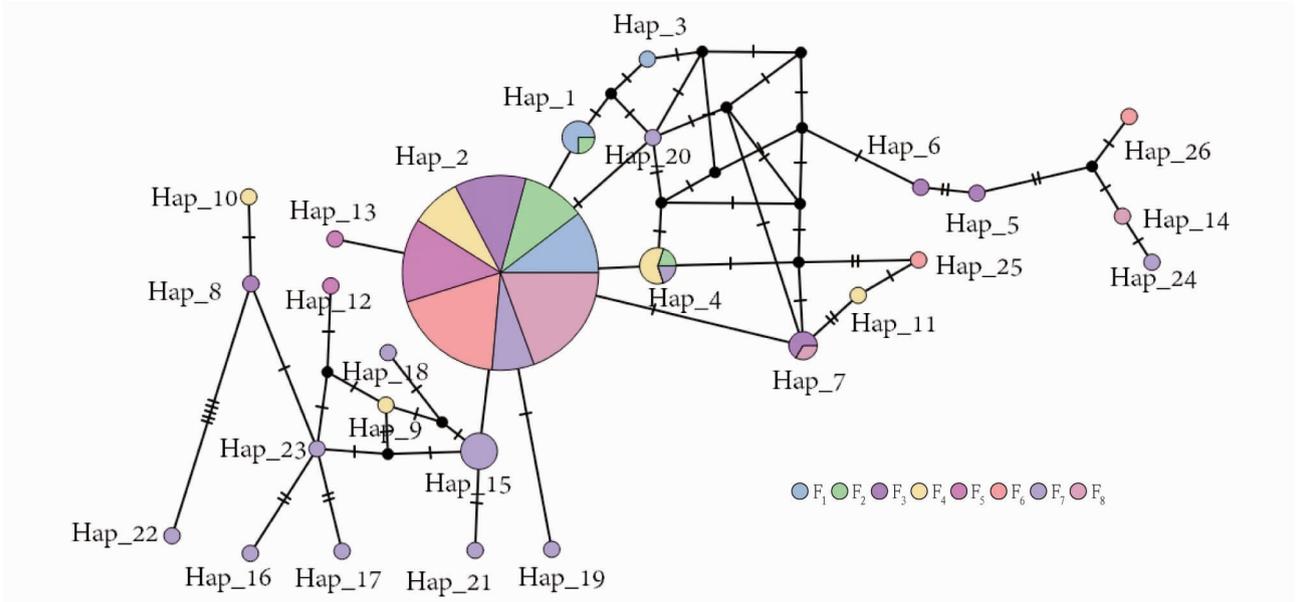
图 1 克氏原螯虾养殖群体的邻接法系统发育树

Fig. 1 Neighbor-joining phylogenetic tree of *P. clarkii* farming population

3 讨论

3.1 序列特征与遗传多样性分析 CO I 基因进化速度快,引物通用性强,碱基替换速率快,被广泛应用于群体遗传变异及系统进化等研究^[15]。该研究共获得 8 个克氏原螯虾养殖群体 182 条,CO I 区序列约为 655 bp。碱基 T、C、A、G 的平均含量为 T (40.0%), C (13.0%), A (27.0%) 和 G (20.0%),其中 A+T(67.0%) 高于 C+G(33.0%),呈现明显的 AT 碱基偏倚,符合脊椎动物线粒体碱基构成的一般特征^[16]。

遗传多样性是生物适应与进化的物质基础,用于评价物种进化潜能与健康状况,丰富的遗传多样性使得物种能够更好地适应环境,拥有巨大的进化潜力。人工养殖的动物常因亲本基数不足,难以避免近交,产生奠基者效应,加速遗传漂变,使得遗传多样性迅速丢失。核苷酸多样性指数和线粒体 DNA 的单倍型多样性指数是衡量 DNA 多态程度的 2 个重要指标。8 个群体的遗传多样性指数表现为较低的单倍型多样性 ($Hd=0.37$) 与较低的核苷酸多样性 ($P_i=0.00172$),表明滁州地区的克氏原螯虾养殖群体遗传多样性较低,需要改良育种措施和育种方法。



注:圆圈面积大小代表单倍型频数,不同的颜色代表不同的群体,竖线代表突变位点

Note: The size of circle represents haplotype frequency, different colors represent different groups, vertical line represents mutation site

图 2 克氏原螯虾养殖群体的单倍型网络

Fig. 2 Haplotype network of *P. clarkii* farming population

3.2 遗传分化和群体结构 群体间的遗传距离是衡量群体遗传分化的重要指标^[17]。利用遗传距离数值定量估计了物种不同分类单位间的遗传分化水平,种群间遗传距离值为 0~0.05,亚种间是 0.02~0.20。该研究中 8 个克氏原螯虾群体间的遗传距离均在 0.05 以下,且 MGEA 软件聚类分析发现,8 个群体均为混合聚类,说明 8 个群体之间的遗传分化处于群间水平。

群体遗传学研究认为, F_{ST} 值可以表示群体间的分化程度,根据 Wright^[18] 的划分标准可分为:0~0.05,无分化;>0.05~0.15,中度分化;>0.15~0.25,高度分化;>0.25,重

度分化。该研究 8 个群体间的 F_{ST} 为-0.02356~0.12214, F_7 组与 F_1 组群体间的遗传分化系数为 0.12214,表现为中度遗传分化; F_6 组与 F_8 组群体间分化最弱。同样地,在单倍型网络图显示出与系统进化树相似的结果,8 个群体的单倍型并未依照地理位置聚集,反而以 Hap_2 为主要共享单倍型,其余单倍型通过数个碱基的替换演变成群体内部独有单倍型。

4 结论

综上所述,该研究基于能够反映种群间遗传多样性的线 (下转第 125 页)

- imagery[J]. Canadian journal of forest research, 2010, 40(6): 1095-1108.
- [8] 董新宇. 高空间分辨率遥感影像林地单木信息提取研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2018.
- [9] GOUGEON F A. A crown-following approach to the automatic delineation of individual tree crowns in high spatial resolution aerial images[J]. Canadian journal of remote sensing, 1995, 21(3): 274-284.
- [10] LECKIE D G, JAY C, GOUGEON F A, et al. Detection and assessment of trees with *Phellinus weirii* (laminated root rot) using high resolution multispectral imagery[J]. International journal of remote sensing, 2004, 25(4): 793-818.
- [11] GOUGEON F A, LECKIE D G. The individual tree crown approach applied to Ikonos images of a coniferous plantation area[J]. Photogrammetric engineering & remote sensing, 2006, 72(11): 1287-1297.
- [12] ERIKSON M. Segmentation of individual tree crowns in colour aerial photographs using region growing supported by fuzzy rules[J]. Canadian journal of forest research, 2003, 33(8): 1557-1563.
- [13] CULVENOR D S. TIDA: An algorithm for the delineation of tree crowns in high spatial resolution remotely sensed imagery[J]. Computers & geosciences, 2002, 28(1): 33-44.
- [14] BUNTING P, LUCAS R. The delineation of tree crowns in Australian mixed species forests using hyperspectral Compact Airborne Spectrographic Imager (CASI) data[J]. Remote sensing of environment, 2006, 101(2): 230-248.
- [15] POULIOT D A, KING D J, BELL F W, et al. Automated tree crown detection and delineation in high-resolution digital camera imagery of coniferous forest regeneration[J]. Remote sensing of environment, 2002, 82(2/3): 322-334.
- [16] WANG L. A multi-scale approach for delineating individual tree crowns with very high resolution imagery[J]. Photogrammetric engineering & remote sensing, 2010, 76(4): 371-378.
- [17] YANG J, HE Y H, CASPERSEN J. A multi-band watershed segmentation method for individual tree crown delineation from high resolution multispectral aerial image[C]//2014 IEEE Geoscience and Remote Sensing Symposium. Quebec City, QC, Canada: IEEE, 2014: 1588-1591.
- [18] LAMAR W R, MCGRAW J B, WARNER T A. Multitemporal censusing of a population of eastern hemlock (*Tsuga canadensis* L.) from remotely sensed imagery using an automated segmentation and reconciliation procedure[J]. Remote sensing of environment, 2005, 94(1): 133-143.
- [19] WANG L, GONG P, BIGING G S. Individual tree-crown delineation and tree-top detection in high-spatial-resolution aerial imagery[J]. Photogrammetric engineering & remote sensing, 2004, 70(3): 351-357.
- [20] NICCOLAI A, HOHL A, NICCOLAI M, et al. Integration of varying spatial, spectral and temporal high-resolution optical images for individual tree crown isolation[J]. International journal of remote sensing, 2010, 31(19): 5061-5088.
- [21] BRANDTBERG T, WALTER F. Automated delineation of individual tree crowns in high spatial resolution aerial images by multiple-scale analysis[J]. Machine vision and applications, 1998, 11(2): 64-73.
- [22] FANG F, IM J, LEE J, et al. An improved tree crown delineation method based on live crown ratios from airborne LiDAR data[J]. GIScience & remote sensing, 2016, 53(3): 402-419.
- [23] 陈崇成, 李旭, 黄洪宇. 基于无人机影像匹配点云的苗圃单木冠层三维分割[J]. 农业机械学报, 2018, 49(2): 149-155, 206.
- [24] 滕文秀, 温小荣, 王妮, 等. 基于迭代 H-minima 改进分水岭算法的高分辨率遥感影像单木树冠提取[J]. 激光与光电子学进展, 2018, 55(12): 499-507.
- [25] WOLF B M, HEIPKE C. Automatic extraction and delineation of single trees from remote sensing data[J]. Machine vision and applications, 2007, 18(5): 317-330.
- [26] JING L H, HU B X, NOLAND T, et al. An individual tree crown delineation method based on multi-scale segmentation of imagery[J]. ISPRS journal of photogrammetry and remote sensing, 2012, 70: 88-98.
- [27] 冯静静, 张晓丽, 刘会玲. 基于灰度梯度图像分割的单木树冠提取研究[J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(3): 16-23.
- [28] LI P, XIAO X. Multispectral image segmentation by a multichannel watershed-based approach[J]. International journal of remote sensing, 2007, 28(19): 4429-4452.
- [29] JING L, HU B, LI J, et al. Automated tree crown delineation from imagery based on morphological techniques[C]//IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Beijing: IOP Publishing Ltd, 2014.
- [30] 郭昱杉, 刘庆生, 刘高焕, 等. 基于标记控制分水岭分割方法的高分辨率遥感影像单木树冠提取[J]. 地球信息科学学报, 2016, 18(9): 1259-1266.
- [31] HU B X, LI J L, JING L H, et al. Improving the efficiency and accuracy of individual tree crown delineation from high-density LiDAR data[J]. International journal of applied earth observation and geoinformation, 2014, 26: 145-155.

(上接第 113 页)

粒体 *CO I* 为分子标记, 分析了 8 个安徽省滁州市克氏原螯虾养殖群体的遗传多样性与群体结构。结果表明, 8 个群体的遗传多样性较低, 群体结构为轻微程度的分化, 群体间遗传距离较小, 不足以认定为群体间有差异。因此, 在后续的繁殖与选育工作中, 应当加强对遗传背景的筛查, 避免因遗传背景的相似, 造成克氏原螯虾遗传多样性的进一步丢失, 进而影响克氏原螯虾养殖的经济效益。

参考文献

- [1] LI Y H, GUO X W, CAO X J, et al. Population genetic structure and post-establishment dispersal patterns of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in China[J]. PLoS One, 2018, 7(7): 1-8.
- [2] 杨玲, 李宁, 朱树人, 等. 山东省 3 个克氏原螯虾地理群体线粒体 *CO I* 基因的序列差异分析[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(20): 41-44.
- [3] 徐滨, 李忠, 魏开金, 等. 6 个克氏原螯虾群体形态学分析[J]. 淡水渔业, 2019, 49(6): 27-32.
- [4] 成汉高, 宋长太. 小龙虾稻田养殖的现状、存在问题与对策措施[J]. 渔业致富指南, 2021(7): 21-23.
- [5] 黄小芳, 唐章生, 刘俊丹, 等. 广西不同地区克氏原螯虾群体遗传多样性微卫星分析[J]. 南方农业学报, 2020, 51(2): 437-444.
- [6] 刁乐, 宋炜, 魏鸿擎, 等. 基于线粒体 *CO I* 基因序列的智利竹荚鱼遗传多样性分析[J]. 海洋渔业, 2020, 42(6): 641-649.
- [7] 徐浩文, 马铭, 黄玲. 8 个地理种群红条毛肤石鳖 *CO I* 基因的遗传多样性分析[J]. 安徽农业科学, 2020, 48(12): 74-77.
- [8] 李大命, 唐晟凯, 刘燕山, 等. 基于线粒体 *CO I* 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): 277-286.
- [9] 刘士力, 卞玉玲, 贾永义, 等. 基于线粒体 *CO I* 基因序列的红螯螯虾养殖群体遗传结构分析[J]. 浙江农业学报, 2021, 33(8): 1385-1392.
- [10] 轩中亚, 薛峻仁, 陈修报, 等. 基于线粒体 *CO I* 序列的中华绒螯蟹养殖群体与野生群体遗传多样性与遗传结构分析[J]. 水产学杂志, 2021, 34(2): 15-22.
- [11] FOLMER O, BLACK M, HOEH W, et al. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates[J]. Molecular marine biology and biotechnology, 1994, 3(5): 294-299.
- [12] 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.
- [13] LIBRADO P, ROZAS J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data[J]. Bioinformatics, 2009, 25(11): 1451-1452.
- [14] LEIGH J W, BRYANT D. Popart: Full-feature software for haplotype network construction[J]. Methods in ecology and evolution, 2015, 6(9): 1110-1116.
- [15] 田吉腾, 侯丫, 刘志鸿, 等. 基于线粒体 *CO I* 基因的毛蚶群体遗传多样性[J]. 海洋科学, 2016, 40(1): 1-9.
- [16] SATOH T P, MIYA M, MABUCHI K, et al. Structure and variation of the mitochondrial genome of fishes[J]. BMC genomics, 2016, 17: 1-20.
- [17] 朱成科, 张其中, 袁娟, 等. 三峡水库原鲤线粒体控制区遗传多样性分析[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2008, 30(12): 126-133.
- [18] WRIGHT S. Evolution in mendelian populations[J]. Bulletin of mathematical biology, 1990, 52(1/2): 241-295.