



基于线粒体Cyt *b*分析入侵云南四大水系的 麦穗鱼群体遗传结构

杨丽萍, 胡俊仪, 秦超彬, 张玉茹, 卢荣华, 孟晓林,
杨国坤, 闫潇, 职韶阳, 聂国兴*

(河南师范大学水产学院, 河南新乡 453007)

摘要: 为揭示麦穗鱼入侵云南后群体的遗传多样性和遗传分化差异现状, 实验采集了云南澜沧江、怒江、红河、伊洛瓦底江水系13个样点, 及黄河、长江、珠江原产地水系6个样点的麦穗鱼群体共计220尾样本, 利用线粒体细胞色素*b*基因(Cyt *b*)全序列作为分子标记, 初步分析了麦穗鱼群体的遗传多样性、遗传结构和遗传分化情况。结果显示, 共检测到72个变异位点, 定义25个Cyt *b*单倍型。云南四大水系麦穗鱼单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 0.828 ± 0.014 和 0.00544 ± 0.00118 。云南四大水系和黄河、长江、珠江水系相比, 具有较高的遗传多样性。单倍型系统发育树与单倍型网络图显示, 黄河群体单倍型独立, 云南各水系单倍型与珠江、长江单倍型混杂, 推测云南麦穗鱼主要来源于珠江和长江, 这与云南省引种经济鱼类历史一致。分子变异分析(AMOVA)显示, 云南四大水系麦穗鱼群体间具有程度较高的遗传分化, 其中大多数遗传变异存在于群体内(72.60%), 群体间的遗传变异为28.62%, 水系间为1.22%。结果发现麦穗鱼遗传分化与当前水系的分布格局不吻合。Fu's *F_s*中性检验结果和核苷酸不配对分析结果均表明, 云南四大水系麦穗鱼群体未发生扩张。麦穗鱼进入云南各水系后, 单倍型多样性较高, 可能来源于多个地区。在后续对麦穗鱼的管理过程中, 需要注意避免单倍型特殊的群体与其他地区群体的交流, 减少水系间相互引种。此外, 通过开发麦穗鱼资源利用方式来提高麦穗鱼利用率, 以控制其群体数量, 从而减小其对当地土著物种和渔业养殖的危害。

关键词: 麦穗鱼; 遗传多样性; 遗传结构; 细胞色素*b*基因

中图分类号: Q 348; S 917.4

文献标志码: A

麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)隶属于鲤形目(Cypriniformes)、鲤科(Cyprinidae)、鲈亚科(Gobioninae)、麦穗鱼属(*Pseudorasbora*), 主要栖息于流速缓慢水体的中、底层, 主要以底栖动物为食^[1]。麦穗鱼原为亚洲地区的特有种, 东亚大陆、日本及中国台湾各地淡水水域均有分布。自1960年以来的50年间, 麦穗鱼已入侵至32个国家地区, 呈现全球范围内分布^[2]。麦穗鱼具有食性广、世代周期短、性成熟早、繁殖力

和环境适应能力强等特点, 被认为是世界上最具入侵性的鱼类之一。张熙骛等^[3]利用Maxent软件对麦穗鱼适生区进行预测, 发现美国中部密西西比河流域、美国东部及南部沿海和温哥华至西雅图一带为麦穗鱼的潜在入侵区域。麦穗鱼自然分布于我国广东省至黑龙江省的各大中东部水系, 以及云南省南盘江和金沙江水系^[4]。然而在1963至1970年间, 云南省在引种青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)、草鱼(*Ctenopharyngodon*

收稿日期: 2019-02-20 修回日期: 2019-06-22

资助项目: 国家自然科学基金(U1504304); 河南省重点科技攻关项目(182102110284); 河南省创新型科技团队(CXTD2016043)

通信作者: 聂国兴, E-mail: niegx@htu.cn

idella)、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)和鳙(*Aristichthys nobilis*)“四大家鱼”时,无意将麦穗鱼带入洱海等滇中湖泊^[5]。据《云南鱼类志》^[6]和《中国鱼类志·硬骨鱼纲·鲤形目(中卷)》^[7]记载,目前,麦穗鱼已广泛分布于云南各大水系,成为澜沧江、怒江、红河及伊洛瓦底江水系的入侵物种。

麦穗鱼入侵到新的生态系统后,与当地土著鱼类竞争生态位,威胁土著种安全。由于麦穗鱼等小型鱼类吞食鱼卵、干扰产卵场等,导致泸沽湖内由同一祖先种分化而来的特有的3种裂腹鱼即厚唇裂腹鱼(*Schizothorax labrosus*)、宁蒗裂腹鱼(*S. ninglangensis*)和小口裂腹鱼(*S. microstomus*)绝迹^[8]。熊飞等^[9]对云南抚仙湖鱼类资源调查发现,抚仙湖有11种土著鱼未能找到,而包括麦穗鱼在内的入侵鱼类资源却显著增加。入侵成功的生物往往具有较为灵活的生活史、较强的形态可塑性和繁殖力。麦穗鱼进入云南抚仙湖之后,其生活史及繁育特征与原产地安徽巢湖群体存在差异,发现入侵地繁殖群体中高龄个体比例上升,繁殖起始时间与原产地相同,但繁殖结束时间明显滞后,繁殖期显著延长^[10]。这可能是其入侵能力加强的一方面原因。我们曾尝试检测入侵云南伊洛瓦底江水系和李仙江水系麦穗鱼群体形态学变异,共检测了伊洛瓦底江水系4个群体^[11],李仙江流域3个群体的形态变化^[12],发现伊洛瓦底江水系4个地理群体形态差异不显著。而李仙江镇沅居群产生形态变异,除可能受来源、生境因素影响外,遗传因素也发挥着不可忽视的作用。

为进一步分析麦穗鱼入侵云南四大水系后的群体遗传结构变化,本实验拟选用进化速度适中的线粒体Cyt *b*基因作为标记进行麦穗鱼群体遗传分析,评估云南澜沧江、伊洛瓦底江、怒江和红河麦穗鱼群体和原产地水系(黄河、长江和珠江)群体遗传多样性、遗传结构和遗传分化状况,并对其系统地理格局进行初步探讨。实验结果有助于研究麦穗鱼入侵过程中的生态适应与分子进化机制,以及对入侵物种的风险管理及阻止其进一步入侵提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料来源

实验所用的麦穗鱼样本于2015年至2017年采自澜沧江、伊洛瓦底江、怒江、红河、黄河、长江和珠江7个水系,共220尾(表1)。

<http://www.sxuebao.cn>

1.2 基因组DNA提取与Cyt**b**基因扩增与测序

剪取麦穗鱼尾鳍组织约20 mg,装入1.5 mL离心管并剪碎。采用基因组DNA提取试剂盒(天根生化科技有限公司)提取麦穗鱼基因组DNA,将DNA溶于100 μ L TE缓冲液中,置于-20 $^{\circ}$ C保存备用。本实验Cyt**b**扩增和测序引物: F:5'-CCAGTGACTTGAAAAACCCACCG-3'; R: 5'-CTTAGCTTTGGGAGTTAAGGGT-3'。PCR反应总体积均为30 μ L,其中Taq-Plus PCR Forest Mix (2 \times) (NOVA, 美国)15 μ L,上、下游引物(10 μ mol/L)各1 μ L, DNA模板2 μ L (50 ng/ μ L), ddH₂O补足体积。PCR扩增反应程序: 94 $^{\circ}$ C预变性3 min; 94 $^{\circ}$ C变性30 s, 60 $^{\circ}$ C退火1 min, 72 $^{\circ}$ C延伸1 min, 30个循环; 72 $^{\circ}$ C终延伸5 min。PCR扩增产物经送至上海美吉生物医药科技有限公司测序。为保证所测序列的准确性,所有样品均采用双向测序。

1.3 数据分析

测序结果使用BioEit软件进行拼接辅以人工校正。序列整理后在GenBank库中进行比对,确认扩增片段即为目的片段。使用Clustal X2^[13]软件对Cyt**b**基因所有序列进行多重比对,去除两端冗余序列。利用DnaSP 5.0软件^[14]确定单倍型数(number of haplotypes)、各群体的单倍型多样性指数(haplotype, *h*)和核苷酸多样性(nucleotide diversity, π)。利用MEGA 5.0软件^[15]计算Cyt**b**不同序列间的碱基组成、变异位点、保守位点以及转换与颠换的比值,并采用最大似然法(maximum likelihood, ML)构建单分子系统树。应用TCS 1.21软件构建单倍型网状支系图,分析麦穗鱼各个单倍型间的亲缘关系。应用Arlequin 3.11软件^[16]统计遗传分化水平,采用分子变异分析AMOVA(analysis of molecular variance)检测遗传变异来源,估算麦穗鱼的群体遗传结构,计算群体间遗传分化系数(*F*-statistics, F_{ST})及其显著性。并采用Tajima's *D*和Fu's *F*_s中性检验估算群体历史动态变化^[17-18]。

2 结果

2.1 序列变异及遗传多样性

测序结果经过校正比对后,获得1 072 bp Cyt *b*片段,共包括变异位点72个,其中,简约信息位点45个,单碱基变异位点27个,未发现碱基的插入和缺失。碱基组成结果显示, A、T、

表 1 麦穗鱼样本采集信息

Tab. 1 Sampling information of *P. pava* individuals

水系 river systems	地点 sampling locality	样品编号 code	样本数量 no. of samples	经度 longitude	纬度 latitude
澜沧江 Lancang River	保山	BS	15	99°12'29.98"	25°7'38.52"
	普洱	PE	15	100°58'41.93"	23°9'0.59"
	剑湖	JH	15	99°55'	26°25'
	洱海(洱源西湖湿地)	EH	9	100°3'17.09"	26°1'36.42"
	喜洲	XZ	11	100°07'45.60"	25°51'11.91"
伊洛瓦底江 Irrawaddy River	猴桥镇	HQ	14	98°17'44.41"	25°18'58.06"
	保山腾冲和顺古镇	HS	15	98°28'2.23"	25°0'41.79"
	龙陵陇川江	LL	14	98°38'43.05"	24°40'4.17"
	盈江县仕明镇	YJ	8	97°54'32.27"	24°43'0.89"
黄河 Yellow River	长垣	CY	11	114°39'47.91"	35°12'3.99"
	新乡	XX	4	113°53'17.36"	35°16'56.24"
怒江 Nujiang River	福贡匹河怒族乡老姆登村	NJ	14	98°55'20.68"	26°33'32.18"
	施甸县保场乡独家村	SD	11	99°9'26.57"	24°50'43.56"
红河 Red River	镇沅	ZY	11	100°59'12.46"	24°1'6.44"
	元阳小河街	YY	15	102°59'33.21"	23°2'22.15"
长江 Yangtze River	牧羊河, 金沙江	MY	4	116°34'35.28"	30°38'1.17"
	武汉	WH	14	114°18'13.99"	30°31'31.67"
珠江 Pearl River	沾益, 南盘江	NY	5	103°51'31.58"	25°32'11.22"
	西江, 广州	XJ	15	113°18'21.66"	23°04'6.10"

C、G含量分别为27.5%、31.0%、26.3%和15.2%，A+T含量(58.9%)高于G+C含量(41.1%)，在Cyt b基因的碱基组成上具有明显的AT偏向性和反G偏倚现象。麦穗鱼220个样本共检测出25个单倍型，云南四大水系共14个单倍型，黄河、珠江和长江共13个单倍型，群体间共有单倍型6个，其中Hap1为云南四大水系所共享；Hap2和Hap3为云南伊洛瓦底江、澜沧江和怒江所共享；Hap5为澜沧江、怒江、金沙江和南盘江所共享；Hap6为伊洛瓦底江和澜沧江所共享；珠江(含南盘江)、长江(含金沙江)、伊洛瓦底江、澜沧江、怒江和红河水系均含有单倍型Hap4，单倍型Hap4很可能是较原始的单倍型类型(表2)。而麦穗鱼在云南的天然分布区南盘江(NY)和金沙江(MY)共享单倍型Hap4和Hap5。

麦穗鱼7个水系群体遗传多样性分析结果显示，单倍型多样性指数整体较高，而核苷酸多样性指数相对较低(表3)。单倍型多样性指数显

示，云南四大水系麦穗鱼遗传多样性(0.828±0.014)高于原产地麦穗鱼群体(0.654±0.075)。但核苷酸多样性指数指标结果确刚好相反，即原产地麦穗鱼群体核苷酸多样性指数(0.009 78±0.001 45)略高于云南四大水系麦穗鱼(0.005 44±0.001 18)。比较云南原产地南盘江、金沙江水系麦穗鱼与云南四大水系麦穗鱼遗传多样性，南盘江、金沙江麦穗鱼单倍型多样性(0.805±0.224, 0.833±0.222)与核苷酸多样性指数(0.008 26±0.000 78, 0.010 32±0.002 51)指标均高于澜沧江、伊洛瓦底江、红河和怒江麦穗鱼遗传多样性相应指标。

在云南四大水系群体中，怒江群体的遗传多样性最高($h=0.803\pm0.044$)，其次为红河群体($h=0.720\pm0.079$)和伊洛瓦底江群体($h=0.718\pm0.049$)。澜沧江群体遗传多样性最低($h=0.615\pm0.075$)，在原产地群体中，黄河群体的遗传多样性最高($h=0.733\pm0.124$)，珠江群体遗传多样性最低($h=0.219\pm0.164$)。

表2 麦穗鱼群体Cyt b基因单倍型及其在群体中的分布

Tab. 2 Haplotypes of Cyt b gene and its distribution in *P. pava* populations

水系 river systems	群体 population	单倍型数 haplotype number	单倍型 haplotype	Fu's <i>F_s</i>	Tajima's <i>D</i>
澜沧江 Lancang River	BS	6	Hap1, Hap2, Hap3, Hap4, Hap5, Hap6	1.805	-0.874
	PE	2	Hap4, Hap5	1.318	1.503
	JH	3	Hap1, Hap2, Hap3,	4.968	0.312
	EH	2	Hap1, Hap2	7.159	2.347
	XZ	4	Hap1, Hap2, Hap3, Hap21	3.219	0.784
伊洛瓦底江 Irrawaddy River	LL	5	Hap1, Hap2, Hap3, Hap4, Hap6	3.737	0.158
	HQ	4	Hap2, Hap4, Hap6, Hap12	4.063	0.083
	HS	3	Hap2, Hap3, Hap4,	3.653	0.828
	YJ	2	Hap4, Hap6	6.059	0.551
红河 Red River	YY	3	Hap4, Hap22,	5.038	0.377
	ZY	4	Hap23	1.857	0.545
怒江 Nujiang River	NJ	5	Hap1, Hap2, Hap3, Hap14, Hap15	4.916	-1.186
	SD	4	Hap2, Hap3, Hap4, Hap5	2.198	1.151
黄河 Yellow River	CY	5	Hap7, Hap8, Hap9, Hap10, Hap11	2.026	-0.185
	XX	4	Hap7, Hap18, Hap19, Hap 20	0.936	-1.159
长江 Yangtze River	MY	3	Hap4, Hap5, Hap13	2.785	-0.856
	WH	2	Hap4, Hap16	1.820	-1.671
珠江 Pearl River	NY	2	Hap4, Hap5,	2.187	1.153
	XJ	2	Hap4, Hap17	-0.649	-1.159

2.2 麦穗鱼遗传结构

根据麦穗鱼25个单倍型构建ML系统发育树(图1)。麦穗鱼系统发育树形成A、B、C和D 4个谱系:单倍型数量分支最多的为谱系A,共12个,占总数的48%,由除黄河群体外的其他群体构成且存在共享单倍型;谱系B中单倍型主要由Hap 6(伊洛瓦底江水系、澜沧江水系),Hap12(伊洛瓦底江水系)及Hap 23(红河水系)构成,但Hap 20(黄河水系)聚在此处。谱系C中单倍型只有一个,即来自怒江水系的Hap14;谱系D中单倍型均来自黄河水系,与其他地理分布的群体间无共享单倍型。

单倍型网络图显示,25个单倍型演化为4个谱系,与ML系统发育树聚类结果类似。单倍型网络图中云南各水系单倍型与珠江、长江单倍型混杂,形成一个由云南四大水系及珠江、长江组成的谱系,对应聚类分析结果中谱系A;单倍型网络图中伊洛瓦底江水系、澜沧江水系的

Hap 6与伊洛瓦底江水系的Hap12,以及红河水系的Hap 23聚成一个谱系,对应ML系统发育树中谱系B。云南怒江水系的一个单倍型(Hap14)较为独立,单独形成为一支,对应聚类分析结果中谱系C,黄河群体单倍型独立,形成一个以黄河群体为单位的家系式聚簇,对应系统发育树中谱系D。怒江(NJ)群体较为特殊,与原产地黄河、长江和珠江麦穗鱼群体无共享单倍型(图2)。

2.3 云南四大水系麦穗鱼遗传变异

云南麦穗鱼群体间遗传距离及群体间遗传分化系数结果显示,群体间的平均遗传距离为 0.007 ± 0.002 。其中怒江(NJ)和伊洛瓦底江的盈江县仕明镇群体(YJ)间遗传距离最高(0.015),且NJ与其他群体间的遗传距离相对较高,其次为YJ群体。伊洛瓦底江的保山腾冲顺古镇群体(HS)和澜沧江普洱群体(PE)间的遗传距离最小,为0.002(表4)。

表 3 基于Cyt *b*基因序列得出的群体遗传多样性参数Tab. 3 Parameters of genetic diversity based on Cyt *b* sequences

采样地点 locations	样品数 no. of samples	多态位点 polymorphic loci	单倍型数 no. of haplotype	单倍型多样性(<i>h</i>) haplotype diversity	核苷酸多样性(π) nucleotide diversity	
澜沧江 Lancang River	BS	15	21	6	0.762±0.096	0.004 77±0.001 32
	PE	15	1	2	0.533±0.052	0.000 50±0.000 29
	JH	15	11	3	0.448±0.134	0.003 43±0.000 96
	EH	9	9	2	0.556±0.090	0.004 69±0.001 14
	XZ	11	12	4	0.600±0.154	0.004 54±0.001 11
	整体	65	22	7	0.615±0.075	0.004 69±0.000 93
伊洛瓦底江 Irrawaddy River	LL	14	20	5	0.857±0.044	0.006 12±0.001 32
	HQ	14	15	4	0.582±0.137	0.004 52±0.001 65
	HS	15	7	3	0.514±0.116	0.002 48±0.000 78
	YJ	8	10	2	0.429±0.169	0.004 02±0.001 14
	整体	51	20	6	0.718±0.049	0.005 32±0.000 93
红河 Red River	YY	15	11	3	0.533±0.126	0.003 48±0.000 96
	ZY	11	8	4	0.782±0.075	0.002 90±0.000 91
	整体	26	18	6	0.720±0.079	0.004 47±0.001 04
怒江 Nujiang River	NJ	14	36	5	0.659±0.123	0.007 73±0.001 77
	SD	11	8	4	0.745±0.098	0.003 27±0.000 91
	整体	25	37	7	0.803±0.044	0.006 54±0.001 51
黄河 Yellow River	CY	11	16	5	0.618±0.164	0.004 92±0.001 28
	XX	4	32	4	1.000±0.177	0.015 64±0.002 84
	整体	15	39	8	0.733±0.124	0.007 82±0.001 81
长江 Yangtze River	MY	4	22	3	0.833±0.222	0.010 32±0.002 51
	WH	14	3	2	0.143±0.119	0.000 40±0.000 51
	整体	18	25	4	0.314±0.138	0.002 61±0.001 36
珠江 Pearl River	NY	5	10	2	0.805±0.224	0.008 26±0.000 78
	XJ	15	1	2	0.133±0.112	0.000 13±0.000 29
	整体	20	11	4	0.219±0.164	0.002 12±0.000 17
云南四大水系 four major river systems in Yunnan	167	51	14	0.828±0.014	0.005 44±0.001 18	
原产地群体 populations in native region	53	57	15	0.654±0.075	0.009 78±0.001 45	
总体 total	220	72	25	0.828±0.018	0.006 94±0.001 34	

麦穗鱼群体间遗传分化系数 F_{ST} 为-0.059~0.761, 其中盈江(YJ)群体与其他群体间的遗传分化系数 F_{ST} (0.299~0.761)最大, 盈江(YJ)与其他群体间存在显著或极显著差异($P<0.05$ 或 $P<0.001$), 显示存在高程度的遗传分化。龙陵(LL)群体与其他群体间的遗传分化系数 F_{ST} 最小, 除与YJ群体

间的遗传分化系数 $F_{ST}>0.25$ 外, 与其他群体间的遗传分化系数 F_{ST} 都小于0.25。除此之外, 大部分群体间表现为低程度遗传分化。

云南四大水系麦穗鱼群体分子变异分析(AMOVA)结果同样显示麦穗鱼群体之间有明显的遗传分化, 但这种变异大部分来自于群体内

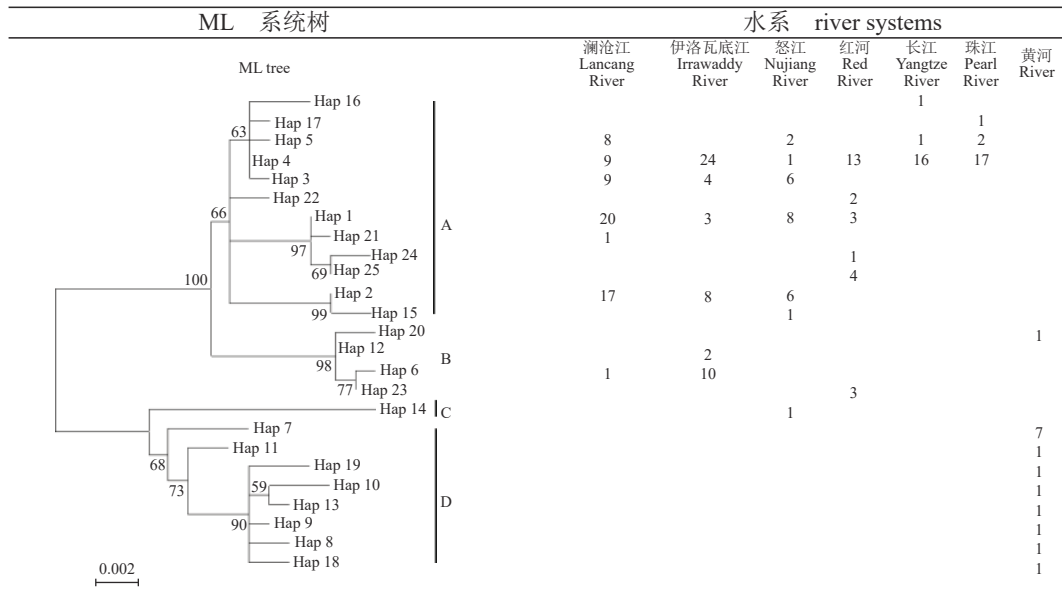


图 1 麦穗鱼Cyt b基因单倍型ML系统树

Fig. 1 Maximum Likelihood tree based on haplotypes of *P. pava* mitochondrial Cyt b sequence

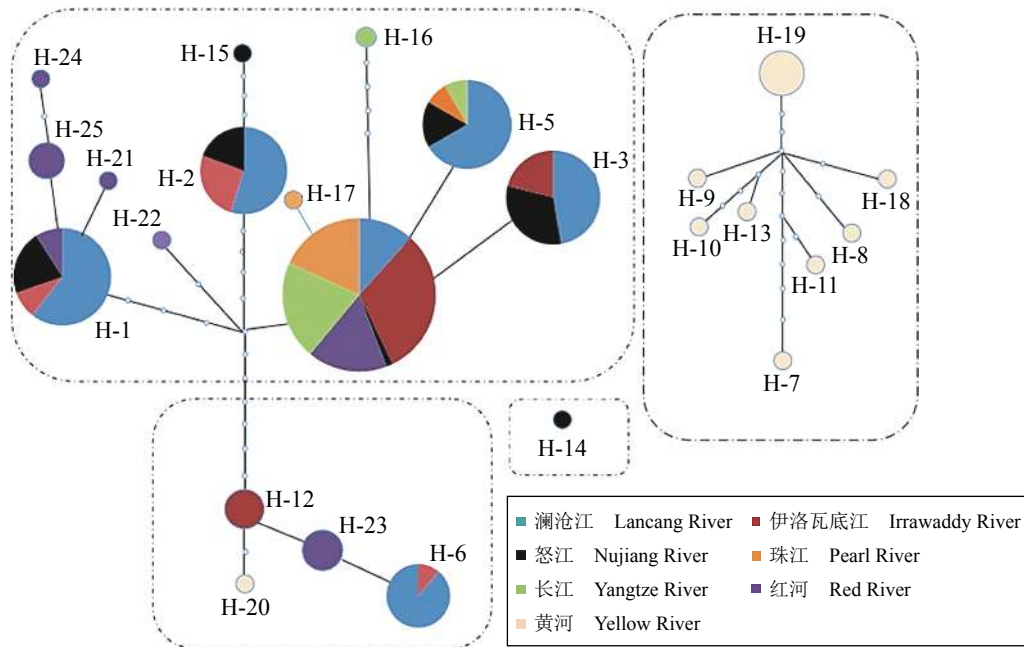


图 2 麦穗鱼群体单倍型网络图

单倍型之间的连结代表突变差异；未标记的节点表示推断出来的突变步骤，且未在样本中实际观察到

Fig. 2 Network of haplotypes of *P. pava*

Connections between haplotypes represent mutant differences, the unlabeled nodes represent the inferred mutation step and not observed in the sample

部，占72.60%，且具有极显著的统计值($P < 0.001$)，较少部分的遗传差异来自于组间，占28.62% ($P < 0.001$)，而来自于水系间的遗传差异只占1.22% ($P > 0.05$)。这一结果显示，云南麦穗鱼群体遗传分化格局与现有水系的分布格局明显不吻合(表5)。

Fu's F_s 检验和Tajima's D 中性检验可用于推

测群体经过的历史。当Tajima's D 和Fu's F_s 呈负值，并达到较显著水平($P < 0.05$)时，说明序列中含有比中性进化模型更多的核苷酸位点变化，预示着被研究群体可能经历过一个扩张的历史。本实验结果显示，虽然澜沧江保山麦穗鱼群体(BS)和怒江群体(NJ)中性检验值为负值，但

表 4 基于Cyt b基因序列云南四大水系麦穗鱼群体间的遗传距离(对角线上)和遗传分化指数(对角线下)

Tab. 4 Estimates of pairwise genetic distances (above diagonal) and the F_{ST} (below diagonal) among populations of *P. pava* in the four river systems of Yunnan based on the *Cytb* sequences

群体 populations	澜沧江 Lancang River				伊洛瓦底江 Irrawaddy River				红河 Red River		怒江 Nujiang River		
	BS	PE	JH	EH	XZ	LL	HQ	HS	YJ	YY	ZY	NJ	SD
BS		0.004	0.007	0.007	0.007	0.006	0.006	0.004	0.010	0.005	0.007	0.010	0.005
PE	0.191**		0.006	0.006	0.007	0.005	0.004	0.002	0.008	0.003	0.005	0.009	0.003
JH	0.273**	0.612**		0.005	0.007	0.007	0.008	0.006	0.012	0.007	0.004	0.008	0.007
EH	0.190*	0.602**	0.156		0.007	0.007	0.008	0.006	0.013	0.008	0.006	0.008	0.006
XZ	0.180*	0.579**	0.263**	0.007		0.008	0.008	0.006	0.012	0.008	0.008	0.010	0.006
LL	-0.040	0.218**	0.175**	0.092	0.115*		0.007	0.005	0.010	0.006	0.007	0.010	0.006
HQ	0.072	0.237**	0.407**	0.339**	0.336**	0.019		0.005	0.007	0.005	0.008	0.011	0.006
HS	0.015	0.254**	0.433**	0.317**	0.240**	0.039	0.132*		0.009	0.004	0.006	0.009	0.003
YJ	0.475**	0.761**	0.647**	0.593**	0.601**	0.361**	0.299*	0.626**		0.007	0.012	0.015	0.010
YY	0.081	0.204**	0.434**	0.388**	0.392**	0.047	-0.038	0.138**	0.419**		0.007	0.010	0.005
ZY	0.305**	0.649**	0.055	0.204	0.411**	0.212**	0.406**	0.490**	0.662**	0.427**		0.008	0.007
NJ	0.125*	0.380**	-0.020	-0.059	0.069	0.058*	0.243**	0.217**	0.469**	0.265**	0.069*		0.009
SD	-0.043	0.252**	0.412**	0.294*	0.218*	0.027	0.145*	-0.018	0.590**	0.159**	0.465**	0.197**	

注: *. 差异显著($P<0.05$), **. 差异极显著($P<0.01$), P 为遗传分化指数显著性检验值; 下同Notes: *. significant difference ($P<0.05$), **. extremely significant difference ($P<0.01$), P means value for test of F_{ST} ; the same below

表 5 基于云南四大水系麦穗鱼Cyt b基因序列的AMOVA分析

Tab. 5 AMOVA analysis based on the *Cyt b* sequences of *P. pava* in the four river systems of Yunnan

		自由度 Df	平方和 sum of squares	变异组分 variance components	变异百分数/% percentage of variation	Φ -统计量 Φ -statistics
水系间	among rivers	3	35.612	0.036	1.22	-0.012
群体间	among populations within rivers	9	115.914	0.846	28.62	0.283**
群体内	within populations	154	330.558	2.146	72.60	0.274**
总计	total	166	482.084	2.956		

没有显著偏离中性, 未达到显著性差异($P>0.05$) (表6), 表明麦穗鱼群体在中性模式下没有经历群体扩张事件。

3 讨论

3.1 麦穗鱼序列变异及遗传多样性

遗传多样性即基因多样性, 即种内个体之间或一个群体内不同个体的遗传变异总和, 是生态系统多样性和物种多样性的基础, 更是物种不断进化适应环境的基础。因此, 对入侵物种而言, 遗传多样性被认为是影响其能否入侵成功的重要因素之一。传统观念认为, 遗传多

样性丰富将有利于外来物种适应新的生境, 并建立、维持新的种群规模^[19]。然而, 在入侵过程中, 外来种的遗传多样性往往会下降到很低的水平, 这主要是因为奠基者效应、遗传瓶颈效应或基因漂流^[20], 例如, 蓝鳃太阳鱼(*Lepomis macrochirus*)入侵日本后, 由于奠基者效应或遗传漂变, 引进的蓝鳃太阳鱼的遗传多样性几近枯竭^[21]。但也有一些物种在入侵后, 群体的遗传多样性并没有显著降低。例如入侵西班牙流域的霍氏食蚊鱼(*Gambusia holbrooki*)^[22]和入侵巴西亚马逊的单丽鱼(*Cichla monoculus*), 它们的群体遗传多样性均较高^[23], 以及入侵安徽长江、淮河和新安江三大流域的克氏原螯虾(*Procambarus*

表6 基于Cyt b基因的云南四大水系麦穗鱼群体中性检验

Tab. 6 Statistical tests for neutrality test of *P. pava* in the four river systems of Yunnan based on Cyt b gene

参数 statistics	澜沧江 Lancang River					伊洛瓦底江 Irrawaddy River			红河 Red River		怒江 Nujiang River		
	BS	PE	EH	JH	XZ	HQ	LL	HS	YJ	YY	ZY	SD	NJ
Tajima's <i>D</i>	-0.874	1.503	2.347	0.312	0.784	0.083	0.158	0.828	0.551	0.377	0.545	1.151	-1.186
<i>P</i> 值 <i>P</i> values	0.196	0.974	1.000	0.668	0.816	0.571	0.578	0.809	0.742	0.686	0.713	0.889	0.097
Fu's <i>F_s</i>	1.805	1.318	7.159	4.968	3.219	4.063	3.737	3.653	6.059	5.038	1.857	2.198	4.916
<i>P</i> 值 <i>P</i> values	0.809	0.679	0.999	0.978	0.941	0.959	0.958	0.952	0.992	0.985	0.840	0.852	0.965

clarkii)群体也具有较高的遗传多样性^[24]。沙氏变色蜥(*Anolis sagrei*)已被引入多个国家, Kolbe等^[25]共分析了59个引入地种群和71个原产地种群的遗传多样性, 其中高于原产地古巴种群平均水平的有32个种群, 相对较低的有27个种群。造成这一差异的主要原因是存在多次引种, 以及入侵种成功进入新的环境后通过杂交或变异, 使得遗传多样性增高。而沙氏变色蜥的案例体现了多次引种和奠基者效应拮抗影响入侵物种群体的遗传多样性。

本实验测定了云南四大水系13个样点和原产地6个样点, 共计220尾麦穗鱼的Cytb基因序列, 并分析了遗传多样性丰富程度。线粒体序列遗传多样性丰富程度主要以单倍型多样性及核苷酸多样性为指标。当研究个体数较少时, 核苷酸多样性比单倍型多样性更有说服力。比较云南四大水系和原产地麦穗鱼群体的遗传多样性, 单倍型多样性指数整体较高, 而核苷酸多样性指数相对较低。原产地麦穗鱼群体核苷酸多样性指数($\pi=0.00978\pm 0.00145$)高于云南四大水系麦穗鱼($\pi=0.00544\pm 0.00118$)。原因可能是麦穗鱼入侵云南后, 经历了奠基者或瓶颈效应, 导致遗传多样性降低。而单倍型多样性结果显示, 入侵地麦穗鱼多样性高于原产地麦穗鱼。麦穗鱼入侵欧洲后, 单倍型和核苷酸多样性均显示入侵麦穗鱼群体遗传多样性高于原产地群体, 但差异不显著, 且2个近期从不列颠群岛引种的群体遗传多样性最低^[26]。入侵地麦穗鱼遗传多样性较高, 推测可能由于多次引种造成。本实验单倍型ML树结果也提示, 云南各水系麦穗鱼单倍型与珠江、长江单倍型混杂, 提示麦穗鱼可能来源于长江或珠江。云南天然分布区南盘江(NY)和金沙江(MY)麦穗鱼群体仅含有单倍型Hap4和Hap5, 而在云南四大水系中, 均含有多种单倍型, 而只有澜沧江和怒江麦穗鱼群体

共享单倍型Hap4和Hap5, 其他伊洛瓦底江和红河麦穗鱼群体缺乏Hap5。这可能与NY和MY群体取样较少有关。因此, 关于入侵云南四大水系的麦穗鱼是否来源于云南的南盘江和金沙江还需要进一步的验证。本实验两个遗传多样性参数指标: 核苷酸多样性和单倍型多样性结果在入侵地与原产地中的比较上存在矛盾, 可能原因是群体的快速增长促进了新突变的保留, 但与此同时没有足够的时间来积累足够的核苷酸变异^[27]。

在本实验中, 怒江群体遗传多样性最高($h=0.803\pm 0.044$), 其次为红河群体和伊洛瓦底江群体, 澜沧江群体遗传多样性最低($h=0.615\pm 0.075$)。麦穗鱼样本数中怒江群体最少, 仅2个群体, 共25个样品, 但遗传多样性最高。推测可能是因为特殊的地形地貌特点, 流域内山高水深, 地形复杂, 水资源的开发较少。此外还可能与流域内人少水多有关, 怒江州人均水资源量达38 137 m³, 是全省平均水平的7.2倍^[28]。而澜沧江麦穗鱼共涉及5个地理群体, 总计65个样品, 样品群体数和样品数目最多, 但检测到澜沧江麦穗鱼遗传多样性偏低。推测可能与水电开发及经济发达情况存在一定联系。澜沧江流域水力资源丰富, 且开发条件优越, 目前, 漫湾、小湾、大朝山、糯扎渡及景洪水电站相继建立, 已成为我国水电基地之一^[28]。澜沧江流域经济较为发达, 人口较多, 人员交流频繁, 人为引种可能导致麦穗鱼群体遗传多样性的均一化。

与经济鱼类如缺须盆唇鱼(*Placocheilus cryptonemus*) ($h=0.826$, $\pi=0.00215$)、青鱼($h=0.79804$, $\pi=0.00159$)和长鳍吻鲈(*Rhinogobio ventralis*) ($h=0.709$, $\pi=0.00143$)^[29-31]的遗传多样性指标相比, 云南麦穗鱼具有较高的单倍型多样性指数(0.828)和核苷酸多样性指数(0.00544)。麦

穗鱼为短生命周期种类, 性成熟周期短、繁殖季节较长, 产卵场较集中, 这样的生活史特性可能对群体快速增长和保存新突变、产生高的单倍型多样性有一定的贡献作用。

3.2 麦穗鱼群体遗传结构分析

基于Cyt b基因研究的220个个体检测出72个多态位点, 共定义25个单倍型。其中Hap4为6个水系所共有, 且具有这种单倍型的个体数为80个, 占总数的36.36%。Hap4很可能是较原始的单倍型类型。单倍型ML系统树和单倍型网络图均显示黄河水系麦穗鱼与其他水系群体不存在共享单倍型, 黄河水系麦穗鱼具有的单倍型相对独立。云南各水系单倍型与珠江、长江单倍型混杂, 没有明显的以地方群体为单位的家系式分支或者聚簇出现, 群体间互相散布交叉现象比较普遍, 而研究发现云南怒江Hap14较为独立。在入侵欧洲10国14个群体的麦穗鱼群体中, 聚类及单倍型网络图的分布均显示, 入侵地群体与海河流域和怀柔水库群体共享多种单倍型^[26], 其分布特点与本实验结果相似, 推测入侵欧洲的麦穗鱼群体主要来自海河流域。Gozlan等^[2]发现, 在麦穗鱼原产地也曾经发生过水产资源的人为重置现象, 导致原产地麦穗鱼存在一定的混合现象。这一行为可能由于当时食物短缺, 人们对动物蛋白的需求增加所驱动。

作为衡量群体间遗传分化程度的重要指标, F_{ST} 值介于0.00~0.05时表示分化较弱, F_{ST} 值超过0.25时表示遗传分化很大^[32]。本实验中, 伊洛瓦底江水系盈江(YJ)群体与其他群体间的 F_{ST} 值(0.299~0.761)均大于0.25, 显示YJ群体与其他各群体间存在一定程度的遗传分化。Shaklee等^[33]根据文献资料总结, 提出鱼类在属、种和种群三级水平上的遗传距离分别为0.90、0.30及0.05。依照该标准, 云南麦穗鱼群体遗传距离中, 怒江(NJ)与盈江(YJ)群体间遗传距离最大, 为0.015, 小于种群级别标准(0.05), 表明云南四大水系的麦穗鱼群体没有达到亚种分化。本实验发现云南麦穗鱼群体间的遗传距离和遗传分化系数都偏低。对自然分布的鱼类而言, 通常在流域之间存在明显的种群遗传分化, 同一流域内的种群通常分化不明显或没有遗传分化, 即鱼类的遗传分化格局往往与其分布的水系格局吻合。进一步通过AMOVA软件分析发现, 云南麦穗鱼水系间无明显的遗传分化, 虽然存在

一定变异, 但这些变异绝大部分来自于群体内部和群体间, 水系之间分化不明显($P>0.05$)。这一结果同样证明了云南麦穗鱼群体遗传分化格局与现有水系的分布格局明显不吻合。

Kamal等^[34]研究发现, 多次独立的远距离建群事件可以形成淡水生物在流域内具有显著遗传差异, 在不同流域间差异不明显的遗传分化格局。而麦穗鱼在入侵欧洲10国后, 多数群体的遗传多样性与原产地相似, 且存在一定程度遗传分化。Simon等^[26]根据群体遗传学理论, 引用多次引种模式“multiple-source-sink”模型及混合效应解释该结果。云南四大水系麦穗鱼的遗传分化格局与欧洲麦穗鱼类类似, 因此, 我们推测云南四大水系麦穗鱼遗传分化格局的形成, 主要是由于多次引种和多次独立的建群事件发生的结果。据文献报道, 上世纪中后期, 云南省从我国长江和珠江水系多次引入经济鱼类, 其中规模较大的两次引种包括60年代引入“四大家鱼”和80年代引入太湖新银鱼(*Neosalanx taihuensis*), 经济鱼类引入的过程中, 小型鱼类例如麦穗鱼的鱼卵和幼鱼被带入云南高原湖泊, 随后广泛分布于云南高原湖泊和各大水系^[35]。麦穗鱼进入新的水域后, 可独立建群, 经过多次人工引种事件后, 造成麦穗鱼群体内部分化明显, 但是水系间差异不明显。然而Fu's F_s 检验和Tajima's D 中性检验结果显示, 虽然麦穗鱼群体中性检验值出现负值, 但没有显著偏离中性, 表明麦穗鱼群体在中性模式下没有经历群体扩张事件。

综上所述, 麦穗鱼进入云南四大水系后, 遗传多样性与原产地接近, 且群体内存在一定程度的分化, 除个别群体(盈江和怒江)外, 群体间没有明显的遗传分化。在后续对麦穗鱼的管理过程中, 需要注意避免单倍型特殊的群体与其他地区群体的交流, 减少水系间相互引种。在引种其他经济鱼类时, 特别是从黄河流域地区引种, 需要注意避免麦穗鱼等野杂鱼的带入。此外, 麦穗鱼作为野杂鱼, 虽然加工利用率不高, 但其肌肉的营养价值与中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)和花鲢(*Hemibarbus maculatus*)接近, 是一种理想的蛋白源, 具备作为人类和动物食物来源的开发潜力^[36]。因此开发麦穗鱼资源利用方式, 通过促进人类和动物利用麦穗鱼, 可间接达到控制麦穗鱼群体数量的

目的,以减小其对当地土著物种和渔业养殖的危害。

感谢中国水产科学研究院珠江水产研究所王广军研究员,西南林业大学国家高原湿地研究中心王胜龙博士在样本采集过程中给予的帮助!

参考文献:

- [1] 杨瑞斌,边书京,周洁,等.梁子湖麦穗鱼食性的研究[J].华中农业大学报,2004,23(3):331-334.
Yang R B, Bian S J, Zhou J, et al. Study on food habits of *Pseudorasbora parva* in Liangzi Lake[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2004, 23(3): 331-334(in Chinese).
- [2] Gozlan R E, Andreou D, Asaeda T, et al. Pan-continental invasion of *Pseudorasbora parva*: towards a better understanding of freshwater fish invasions[J]. *Fish and Fisheries*, 2010, 11(4): 315-340.
- [3] 张熙鹭,隋晓云,吕植,等.基于Maxent的两种入侵性鱼类(麦穗鱼和鲫)的全球适生区预测[J].生物多样性,2014,22(2):182-188.
Zhang X A, Sui L X Y, Lü Z, et al. A prediction of the global habitat of two invasive fishes (*Pseudorasbora parva* and *Carassius auratus*) from East Asia using Maxent[J]. *Biodiversity Science*, 2014, 22(2): 182-188(in Chinese).
- [4] 褚新洛,陈银瑞.云南鱼类志(上册)[M].北京:科学出版社.1989.
Chu X L, Chen Y R. Fishes of Yunnan (Part I)[M]. Beijing: Science Press. 1989(in Chinese).
- [5] 张玉娟,张乃明,高阳俊.云南省生物入侵现状分析[J].云南环境科学,2004,23(1):10-14.
Zhang Y J, Zhang N M, Gao Y J. Analysis of the present situation of biological invasion in Yunnan province[J]. *Yunnan Environmental Science*, 2004, 23(1): 10-14(in Chinese).
- [6] 褚新洛,陈银瑞.云南鱼类志(下册)[M].北京:科学出版社.1990.
Chu X L, Chen Y R. Fishes of Yunnan (Part II)[M]. Beijing: Science Press. 1990(in Chinese).
- [7] 陈宜瑜.中国动物志.硬骨鱼纲.鲤形目(中卷).北京:科学出版社.1998
Chen Y Y. China Fauna. Osteichthyes. Carp Shape Mesh (volume)[M]. Beijing: Science Press, 1998.
- [8] 张国华,曹文宣,陈宜瑜.湖泊放养渔业对我国湖泊生态系统的影响[J].水生生物学报,1997,21(3):271-280.
Zhang G H, Cao W X, Chen Y Y. Effects of fish stocking on lake ecosystems in China[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1997, 21(3): 271-280(in Chinese).
- [9] 熊飞,李文朝,潘继征,等.云南抚仙湖鱼类资源现状与变化[J].湖泊科学,2006,18(3):305-311.
Xiong F, Li W C, Pan J Z, et al. Status and changed of fish resources in Lake Fuxian, Yunnan Province[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2006, 18(3): 305-311(in Chinese).
- [10] 严云志.抚仙湖外来鱼类生活史对策的适应性进化研究[D].中国科学院研究生院水生生物研究所,2005:33-49.
Yan Z Y. Adaptive evolution in life-history strategies of invasive fishes in lake Fuxian. [D]. Chinese Academy of Sciences, Institute of Hydrobiology, 2005: 33-49(in Chinese).
- [11] 郑文佳,秦超彬,胡俊仪,等.云南伊洛瓦底江外来种麦穗鱼的形态差异分析[J].安徽农业大学学报,2017,44(2):248-253.
Zheng W J, Qin C B, Hu J Y, et al. Morphological difference of *Pseudorasbora parva* in Yunnan, Irrawaddy River[J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2017, 44(2): 248-253(in Chinese).
- [12] 胡俊仪,杨丽萍,郑文佳,等.云南红河水系李仙江麦穗鱼不同地理居群的形态分化[J].上海海洋大学学报,2018,27(4):603-610.
Hu J Y, Yang L P, Zheng W J, et al. Morphological differentiation of *Pseudorasbora parva* among different geographical populations from Lixianjiang[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2018, 27(4): 603-610(in Chinese).
- [13] Jeanmougin F, Thompson J D, Gouy M, et al. Multiple sequence alignment with ClustalX[J]. *Trends in Biochemical Sciences*, 1998, 23(10): 403-405.
- [14] Librado P, Rozas J. DnaSP v5: a soft ware for comprehensive analysis of DNA polymorphism data[J]. *Bioinformatics*, 2009, 25(11): 1451-1452.
- [15] Tamura K, Peterson D, Peterson N, et al. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2011, 28(10): 2731-2739.
- [16] Excoffier L, Laval G, Schneider S. Arlequin (version3.0): an integrated software package for population genetics data analysis[J]. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 2005, 1: 47-50.
- [17] Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism[J]. *Genetics*, 1989, 123(3): 585-595.
- [18] Fu Y X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection[J]. *Genetics*, 1997, 147(2): 915-925.
- [19] Crawford K M, Whitney K D. Population genetic
中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- diversity influences colonization success[J]. *Molecular Ecology*, 2010, 19(6): 1253-1263.
- [20] 施雯, 耿宇鹏, 欧晓昆. 遗传多样性与外来物种的成功入侵: 现状和展望[J]. *生物多样性*, 2010, 18(6): 590-597.
Shi W, Geng Y P, Ou X K. Genetic diversity and invasion success of alien species: where are we and where should we go?[J]. *Biodiversity Science*, 2010, 18(6): 590-597(in Chinese).
- [21] Yonekura R, Kawamura K, Uchii K. A peculiar relationship between genetic diversity and adaptability in invasive exotic species: bluegill sunfish as a model species[J]. *Ecological Research*, 2007, 22(6): 911-919.
- [22] Diez-del-Molino David, Gerard C C, Rosa-Maria A, *et al.* Gene flow and maintenance of genetic diversity in invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*)[J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(12): e82501.
- [23] Oliveira A V, Prioli A J, Prioli S M A P, *et al.* Genetic diversity of invasive and native *Cichla* (Pisces: Perciformes) populations in Brazil with evidence of interspecific hybridization[J]. *Journal of Fish Biology*, 2006, 69(supplement): 260-277.
- [24] 曹玲亮, 周立志, 张保卫. 安徽三大水系入侵物种克氏原螯虾的种群遗传格局[J]. *生物多样性*, 2010, 18(4): 398-407.
Cao L L, Zhou L Z, Zhang B W. Genetic patterns of an invasive *Procambarus clarkii* population in the three river basins of Anhui Province[J]. *Biodiversity Science*, 2010, 18(4): 398-407(in Chinese).
- [25] Kolbe J J, Glor R E, Rodríguez Schettino L, *et al.* Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard[J]. *Nature*, 2004, 431: 177-181.
- [26] Simon A, Britton R, Gozlan R, *et al.* Invasive Cyprinid fish in Europe originate from the single introduction of an admixed source population followed by a complex pattern of spread[J]. *Plos One*, 2011, 6(6): e18560.
- [27] Grant W, Bowen B W. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation[J]. *The Journal of Heredity*, 1998, 89(5): 415-426.
- [28] 伍立群. 云南省河流与水资源[J]. *人民长江*, 2004, 35(5): 48-50.
Wu L Q. Rivers and water resources in Yunnan Province[J]. *Yangtze River*, 2004, 35(5): 48-50(in Chinese).
- [29] 张东亚, 汪登强, 刘绍平, 等. 怒江濒危鱼类缺须盆唇鱼基于线粒体Cytb序列的群体遗传结构分析[J]. *中国水产科学*, 2009, 16(4): 477-486.
Zhang D Y, Wang D Q, Liu S P, *et al.* Population genetic structure analysis of endangered species *Placocheilus cryptonemus* in the Nujiang River based on *Cytb* sequences of mtDNA[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2009, 16(4): 477-486(in Chinese).
- [30] 付晓艳. 长江和珠江水系青鱼线粒体细胞色素b基因遗传多样性分析[D]. 广州: 暨南大学, 2011.
Fu X Y. Genetic diversity of mitochondrial cytochromes b in black carp from the Yangtze and the Pearl River[D]. Guangzhou: Ji'nan University, 2011(in Chinese).
- [31] 程晓凤. 长江上游特有鱼长鳍吻鲷(*Rhinogobio ventralis*)遗传结构分析[D]. 重庆: 西南大学, 2013.
Cheng X F. Genetic structure of *Rhinogobio ventralis* endemic to the upper Yangtze River[D]. Chongqing: Southwest University, 2013(in Chinese).
- [32] 安苗, 周其椿, 曹恒源, 等. 贵州两地理群体鲫的系统发育及遗传分化[J]. *水产学报*, 2016, 40(2): 178-188.
An M, Zhou Q C, Cao H Y, *et al.* Phylogenetic relationship and genetic differentiation of two geographical populations of *Carassius auratus* in Guizhou Province[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(2): 178-188(in Chinese).
- [33] Shaklee J B, Tamaru C S, Waples R S. Speciation and evolution of marine fishes studied by the electrophoretic analysis of proteins[J]. *Pacific Science*, 1982, 36(2): 141-157.
- [34] Kamal M I, Richard A N, Godfrey M H. Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion[J]. *Heredity*, 1996, 77: 282-291.
- [35] 严云志. 云南抚仙湖的外来鱼及其适应性进化[J]. *大自然*, 2014, (3): 10-12.
Yan Y Z. Exotic Fish and its adaptive evolution in Fuxian lake, Yunnan Province[J]. *China Nature*, 2014, (3): 10-12(in Chinese).
- [36] 张林达, 邵玲, 张小雪. 麦穗鱼肌肉营养成分分析[J]. *内陆水产*, 2008, 36(12): 50-51.
Zhang L D, Shao L, Zhang X X. Analysis of nutrition components of muscle in *Pseudorasbora parva*[J]. *Inland Fisheries*, 2008, 36(12): 50-51(in Chinese).

Genetic structure analysis of *Pseudorasbora parva* in the four major river systems in Yunnan based on mitochondrial Cyt *b*

YANG Liping, HU Junyi, QIN Chaobin, ZHANG Yuru, LU Ronghua, MENG Xiaolin,
YANG Guokun, YAN Xiao, ZHI Shaoyang, NIE Guoxing*
(College of Fisheries, Henan Normal University, Xinxiang 453007, China)

Abstract: *Pseudorasbora parva* was originally distributed in Jinshajiang and Nanpanjiang in Yunnan. However, it has been widely distributed in all major river systems and has become an invasive fish in other four river systems in Yunnan. In order to reveal the difference of genetic diversity and genetic differentiation of *P. parva* between Yunnan after the invasion and the native region, we collected 220 samples distributed in 13 different sites of Lancang River, Nujiang, Honghe and Irrawaddy River in Yunnan, and 6 native populations in Yellow River, Yangtze River, and Pearl River. Here we analysed a 1 072 base pair fragment of the mitochondrial cytochrome *b* gene (Cyt *b*) to examine the genetic diversity and genetic structure. A total of 72 mutation sites and 25 Cyt *b* haplotypes were identified. The haplotype diversity and nucleotide diversity of the four river systems in Yunnan were 0.828 ± 0.014 and 0.00544 ± 0.00118 , respectively. Haplotype diversity of the introduced populations from the four river systems in Yunnan was higher than that of the native populations. The haplotype maximum likelihood tree and haplotype network map show that the haplotypes of the Yellow River population are special, while haplotypes in the invasive populations in Yunnan were mixed with those in Yangtze River and Pearl River. It is speculated that *P. parva* in Yunnan mainly came from the Yangtze River and the Pearl River, which was consistent with the history of introduction of economic fish in Yunnan Province. Analysis of molecular variance (AMOVA) revealed significant genetic subdivision among individuals within populations and among populations within rivers but not among rivers, indicating distribution of genetic diversity was inconsistent with contemporary hydrological structure. That may be the human effect who introduced them from many native regions. The results of Fu's F_s neutral test showed that there was no expansion of the invasive population of *P. parva* in Yunnan. In the subsequent management of the invasive population of *P. parva* in Yunnan, it is necessary to avoid the exchange of special haplotype groups with other regional groups, and to reduce the introduction of fish from different river systems. In addition, the development of new ways to utilize *P. parva* may be a useful way to control their population and reduce the damage to indigenous species and fishery culture in Yunnan.

Key words: *Pseudorasbora parva*; genetic diversity; genetic structure; Cyt *b*

Corresponding author: NIE Guoxing. E-mail: niegx@htu.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (U1504304); Key Scientific and Technological Project of Henan Province (182102110284); Innovation Scientists and Technicians Troop Construction Projects of Henan Province (CXTD2016043)