

文章编号: 1000-0615(2016)10-1521-10

DOI: 10.11964/jfc.20151010099

入侵地和原产地太湖新银鱼群体遗传结构

刘红艳, 李存耀, 熊飞*

(江汉大学生命科学学院, 湖北 武汉 430056)

摘要: 为了探讨太湖新银鱼快速适应新环境和快速入侵的遗传学机制, 本研究利用10个微卫星位点对5个入侵地和2个原产地的群体遗传结构进行了分析。遗传多样性参数结果显示, 入侵地滇池、邛海、抚仙湖和三峡库区群体的遗传多样性水平比原产地高, 入侵地洱海群体的遗传多样性水平低于原产地太湖而高于巢湖群体, 原产地巢湖群体的遗传多样性最低。遗传距离和UPGMA聚类结果表明邛海群体和其他群体的遗传关系最远, 太湖与抚仙湖的遗传关系最近。ANOVA显示大多数遗传变异存在于太湖新银鱼群体内(95.78%), 群体间的遗传变异为4.22%, 固定系数($F_{st}=0.0422$)显著, 表明太湖新银鱼群体间存在显著的小尺度遗传分化, 两两遗传分化指数也证实了这一点。MVSP主成分分析显示邛海、三峡库区、巢湖和滇池群体有明显的分化。由此推断, 高水平的遗传多样性和显著的遗传结构差异性可能是太湖新银鱼成功入侵的重要原因。

关键词: 太湖新银鱼; 入侵鱼类; 遗传多样性; 遗传分化; 微卫星

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

鱼类入侵是指外来鱼类由原生态地通过某种途径到达其历史上没有分布的新生态环境, 在新生境繁殖、扩散并对入侵地生态系统、生物多样性或人类生活造成生态损害或经济损失的过程^[1]。近年来, 随着人类活动的扩张和全球环境的变化, 鱼类入侵引起的危害日益显现, 已成为一个严重的生态问题^[2-8]。鱼类的入侵已在我国许多水系造成严重危害, 如云贵高原上的湖泊不同程度地受到鱼类入侵的影响, 是土著鱼类物种多样性显著降低以及种群数量急剧下降的主要因素^[9-10]。

太湖新银鱼(*Neosalanx taihuensis*), 属于银鱼科(Salangidae), 新银鱼属(*Neosalanx*), 是陈氏短吻银鱼(*Neosalanx tangkahkeii*)的同种异名^[11]。原产于长江中下游及其附属湖泊(如太湖、巢湖等)。20世纪80年代, 作为经济鱼类, 被广泛引入到我国不同大小的湖泊和水库中。太湖新银鱼进入滇池、洱海和抚仙湖后与当地土著鱼类形成食

物和生态位竞争, 导致后者资源衰竭^[2, 5]。太湖新银鱼引入到邛海后已形成自然繁殖群体^[12]。太湖新银鱼也已在三峡库区各江段渔获物中频频出现, 且捕捞数量逐年增多^[13]。太湖新银鱼能快速适应当地环境形成自然繁殖群体, 相对土著鱼类处于明显的优势地位, 导致当地土著鱼类群体数量的急剧下降甚至灭绝, 对入侵地生态系统和生物多样性造成极大的破坏。

遗传多样性被认为是影响外来物种入侵成功的重要因素之一^[14-15]。目前对于太湖新银鱼群体遗传多样性的研究, 主要是针对原产地或原产地的单个湖泊^[16-22], 还没有关于太湖新银鱼入侵地和原产地遗传多样性对比研究。本研究从分子生态学的角度对比分析入侵地和原产地太湖新银鱼的遗传多样性和遗传结构, 旨在揭示其群体的遗传多样性水平和遗传结构差异、群体间和群体内的遗传分化情况, 探讨其入侵进化过程和快速入侵遗传学机制, 为太湖新银鱼

收稿日期: 2015-10-10 修回日期: 2016-06-13

资助项目: 国家自然科学基金(51109091); 江汉大学出国留学基金

通信作者: 熊飞, E-mail: xiongfei@jhun.edu.cn

的入侵控制和管理提供科学依据。

1 材料与amp;方法

1.1 样本采集和DNA提取

调查太湖新银鱼入侵地和原产地，确定采样地点(表1)。原产地的采样点为太湖和巢湖，入侵地的采样点为三峡库区、邛海、洱海、滇

池和抚仙湖。将整条鱼样本置于95%乙醇中带回实验室。取保存于乙醇中的样品约20 mg，0.9%的生理盐水浸泡约12 h(期间更换生理盐水3~4次)，用标准的酚—氯仿法提取DNA。获得的DNA用核酸蛋白分析仪检测其纯度和浓度，最终DNA模板浓度定量在20 ng/ μ L，保存于冰箱备用。

表1 太湖新银鱼样本采集情况

Tab. 1 Sampling sites and situations for *N. taihuensis*

采集地点 sample site	样本数/尾 sample number	所属地 nature of area	引入时间 introduction time	水域面积/ km^2 water area	经度/纬度 longitude/latitude
太湖 TH	68	原产地		2338	E 120°19'/N 31°25'
巢湖 CH	75	原产地		750	E 117°53'/N 31°51'
三峡库区 SX	85	入侵地		1084	E 106°15'/N 29°17'
邛海 QH	109	入侵地	1991年	309	E 102°18'/N 27°32'
洱海 EH	112	入侵地	1980年	246	E 100°12'/N 26°35'
滇池 DC	70	入侵地	1979年	298	E 102°42'/N 24°50'
抚仙湖 FXH	65	入侵地		212	E 100°19'/N 24°19'

1.2 微卫星分析

采用本实验室筛选的重复性稳定、多态性好的10对微卫星引物进行群体遗传研究，微卫星位点为Nt38、Nt39、Nt45、Nt49、Nt50、Nt54、Nt59、Nt61、Nt63和Nt79^[23]。PCR反应总体积为10 μ L，包括Taq DNA聚合酶0.5 U(Fermentas)，dNTP 0.2 mmol/L，MgCl₂ 2.0 mmol/L，1 \times Buffer，引物0.2 μ mol/L，DNA模板约20 ng，补充灭菌蒸馏水至10 μ L。PCR扩增程序为95 $^{\circ}$ C预变性5 min，接着进行35个循环：94 $^{\circ}$ C变性40 s、56 $^{\circ}$ C退火30 s、72 $^{\circ}$ C延伸40 s，最后72 $^{\circ}$ C延伸10 min。反应在PTC100型PCR仪上进行。扩增产物用非变性的8%聚丙烯酰胺凝胶电泳进行分离，并通过银染法进行检测。

1.3 数据分析

根据DNA Marker标记和微卫星DNA的迁移率，读取各等位基因条带。利用CONVERT 1.3.1软件^[24]将各群体等位基因条带矩阵转换为相关分子遗传学软件所需的格式。用Genepop 1.2软件^[25]计算各遗传多样性参数，包括各位点的等位基因数目(N_a)、有效等位基因数目(N_e)、观测杂合度(H_o)、期望杂合度(H_e)、Shannon信息指数(I)。

用PIC-CALC 0.6软件计算多态性信息指数(PIC)。

分子变异方差分析用ANOVA软件^[26]计算，检测群体内和群体间的遗传变异情况，计算中考虑微卫星等位基因的大小差异，所有多重比较中的P值都进行泊松校正。群体间遗传距离、遗传分化指数用Arlequin 3.1软件^[27]计算，并通过基于基因型频率的Exact检测来判别遗传分化的显著性。通过IBDWS 3.23软件^[28]中的Mantel检验程序，对不同种群遗传距离和地理距离的相关性进行检验(参数设定为10 000次重复)。

基于Nei's遗传距离，采用NTSYS-PC 2.1软件^[29]中的SAHN程序和非加权组平均法(UPGMA)进行聚类，并结合MVSP 3.1软件(<http://www.kovcomp.com/mvsp>)基于等位基因频率对群体遗传分化进行主成分分析，分析群体间的相互遗传关系。

2 结果

2.1 遗传多样性

观测杂合度：邛海>抚仙湖>三峡库区>滇池>太湖>洱海>巢湖；期望杂合度：滇池>邛海>抚仙湖>三峡库区>太湖>洱海>巢湖(表2)；

表 2 太湖新银鱼 7 个群体的遗传多样性参数
 Tab. 2 The genetic diversity parameters of seven populations of *N. taihuensis*

群体 population	参数 parameter	位点 locus										总体 total
		Nt38	Nt39	Nt45	Nt49	Nt50	Nt54	Nt59	Nt61	Nt63	Nt79	
太湖 TH	N_a	3.000	2.000	2.000	7.000	5.000	3.000	4.000	4.000	7.000	5.000	4.200
	N_e	2.359	1.769	1.110	3.564	2.043	1.373	1.322	1.549	2.570	2.602	2.026
	H_o	0.438	0.298	0.104	0.688	0.417	0.250	0.192	0.271	0.542	0.417	0.361
	H_e	0.582	0.439	0.100	0.727	0.516	0.274	0.246	0.358	0.617	0.622	0.448
	PIC	0.510	0.340	0.094	0.676	0.459	0.248	0.223	0.331	0.584	0.571	0.403
	I	0.968	0.626	0.205	1.477	0.940	0.512	0.476	0.705	1.331	1.210	0.845
巢湖 CH	N_a	3.000	2.000	2.000	6.000	3.000	2.000	2.000	4.000	6.000	5.000	3.500
	N_e	2.612	1.465	1.043	2.228	1.738	1.064	1.394	1.314	2.084	2.166	1.711
	H_o	0.417	0.229	0.236	0.542	0.458	0.063	0.255	0.229	0.333	0.542	0.307
	H_e	0.624	0.321	0.041	0.557	0.429	0.061	0.286	0.242	0.526	0.544	0.363
	PIC	0.540	0.267	0.040	0.524	0.350	0.059	0.243	0.219	0.488	0.500	0.323
	I	1.019	0.498	0.101	1.172	0.679	0.139	0.456	0.469	1.069	1.065	0.667
三峡库区 SX	N_a	3.000	2.000	3.000	6.000	3.000	3.000	3.000	4.000	7.000	6.000	4.000
	N_e	2.722	1.644	1.252	2.512	2.643	1.228	1.199	1.993	3.425	1.947	2.056
	H_o	0.304	0.256	0.178	0.600	0.395	0.205	0.133	0.511	0.681	0.614	0.388
	H_e	0.640	0.396	0.204	0.609	0.629	0.188	0.168	0.504	0.716	0.492	0.454
	PIC	0.558	0.315	0.188	0.574	0.550	0.172	0.159	0.430	0.662	0.428	0.404
	I	1.047	0.581	0.404	1.276	1.033	0.366	0.359	0.860	1.439	0.924	0.829
邳海 QH	N_a	3.000	2.000	3.000	7.000	3.000	3.000	2.000	3.000	6.000	4.000	3.600
	N_e	2.880	1.704	1.314	4.122	2.039	1.319	1.546	1.314	3.569	2.158	2.196
	H_o	0.604	0.125	0.104	0.854	0.521	0.271	0.333	0.271	0.745	0.438	0.427
	H_e	0.660	0.418	0.241	0.765	0.515	0.245	0.357	0.241	0.728	0.542	0.471
	PIC	0.579	0.328	0.219	0.718	0.447	0.226	0.291	0.219	0.690	0.439	0.416
	I	1.078	0.604	0.455	1.540	0.865	0.480	0.538	0.455	1.525	0.875	0.841
洱海 EH	N_a	3.000	2.000	2.000	6.000	4.000	4.000	2.000	4.000	6.000	5.000	3.800
	N_e	2.712	1.573	1.255	3.969	1.973	1.111	1.230	1.606	2.224	2.321	1.997
	H_o	0.667	0.146	0.063	0.604	0.438	0.104	0.167	0.375	0.438	0.458	0.346
	H_e	0.638	0.368	0.205	0.756	0.499	0.101	0.189	0.381	0.556	0.575	0.427
	PIC	0.559	0.298	0.182	0.708	0.460	0.098	0.169	0.343	0.523	0.507	0.385
	I	1.047	0.551	0.356	1.517	0.957	0.254	0.334	0.712	1.175	1.068	0.797
滇池 DC	N_a	3.000	2.000	2.000	5.000	4.000	4.000	2.000	4.000	5.000	4.000	3.500
	N_e	2.771	1.999	1.180	4.597	1.985	1.418	1.571	2.126	2.036	2.298	2.198
	H_o	0.417	0.178	0.042	0.702	0.479	0.244	0.205	0.542	0.426	0.535	0.377
	H_e	0.646	0.505	0.154	0.791	0.501	0.298	0.368	0.535	0.514	0.572	0.488
	PIC	0.567	0.375	0.141	0.748	0.432	0.279	0.297	0.484	0.470	0.475	0.427
	I	1.059	0.693	0.287	1.566	0.865	0.619	0.550	0.979	1.007	0.943	0.857
抚仙湖 FXH	N_a	3.000	2.000	2.000	7.000	3.000	5.000	2.000	3.000	8.000	6.000	4.100
	N_e	2.442	1.800	1.358	3.313	1.669	1.636	1.306	1.542	2.185	2.404	1.965
	H_o	0.333	0.333	0.104	0.688	0.438	0.438	0.188	0.354	0.542	0.604	0.402
	H_e	0.597	0.449	0.266	0.706	0.405	0.393	0.237	0.355	0.548	0.590	0.455
	PIC	0.522	0.346	0.229	0.649	0.359	0.351	0.207	0.324	0.519	0.546	0.405
	I	0.988	0.637	0.433	1.384	0.713	0.751	0.397	0.655	1.209	1.199	0.837

Shannon信息指数：滇池>太湖>邛海>抚仙湖>三峡库区>洱海>巢湖；多态性信息指数大小排序与期望杂合度的排序一致。入侵地滇池、邛海、抚仙湖和三峡库区群体的观测杂合度、期望杂合度和多态性信息指数高于原产地太湖和巢湖群体；入侵地洱海群体低于太湖而高于巢湖。滇池群体的Shannon信息指数高于原产地太湖和巢湖群体；邛海、抚仙湖、三峡库区和洱海的Shannon信息指数低于太湖群体而高于巢湖群体。总体来看，入侵地滇池、邛海、抚仙湖和三峡库区群体的遗传多样性水平比原产地高，入侵地洱海群体的遗传多样性水平低于原产地太湖而高于巢湖群体，原产地巢湖的各个遗传参数均反映了其遗传多样性最低。

2.2 遗传距离与聚类分析

群体间的遗传距离为0.0062~0.1013，邛海群体与巢湖的遗传距离最大，太湖和抚仙湖群体遗传距离最小(表3)。UPGMA聚类分析结果见图1。原产地太湖与入侵地抚仙湖群体首先聚在一起，而后与洱海和滇池聚成一支，巢湖和三峡库区聚成一支，这两个分支聚类后再和邛海聚在一起。由此可见，邛海群体和其他群体的遗传关系最远，太湖与抚仙湖的遗传关系最近。

IBD检验结果显示遗传距离与地理距离不相关($R=0.195, P=0.239$)(图2)，表明太湖新银鱼群体不遵循地理距离模型。

表3 太湖新银鱼群体两两遗传距离(下三角)和遗传分化指数(上三角)

Tab. 3 Pairwise genetic distance (below diagonal) and genetic differentiation (above diagonal) of *N. taihuensis* populations

群体 population	太湖 TH	巢湖 CH	三峡库区 SX	邛海 QH	洱海 EH	滇池 DC	抚仙湖 FXH
太湖 TH		0.0354*	0.0249*	0.0670*	0.0046	0.0203*	0.0024
巢湖 CH	0.0261		0.0411*	0.1198*	0.0351*	0.0638*	0.0324*
三峡库区 SX	0.0275	0.0271		0.0675*	0.0317*	0.0492*	0.0281*
邛海 QH	0.0669	0.1013	0.0736		0.0596*	0.0747*	0.0827*
洱海 EH	0.0073	0.0259	0.0304	0.0560		0.0262*	0.0105
滇池 DC	0.0230	0.0471	0.0520	0.0794	0.0238		0.0230*
抚仙湖 FXH	0.0062	0.0240	0.0320	0.0847	0.0122	0.0261	

注：*两者有显著性差异， $P<0.01$

Notes: *. there was significant difference between two populations, $P<0.01$

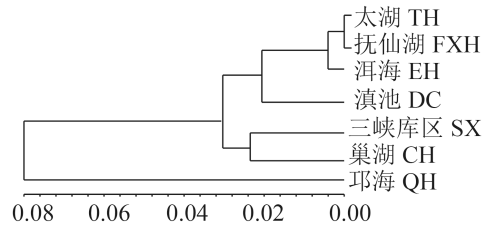


图1 基于Nei's遗传距离的UPGMA聚类图

Fig. 1 UPGMA clustering result based on Nei's genetic distance

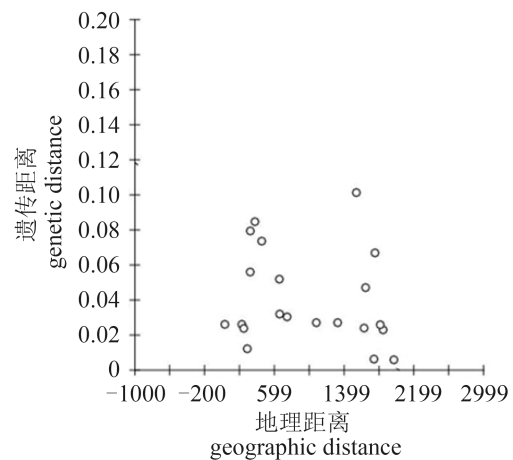


图2 Mantel检验遗传距离与地理距离相关性

Fig. 2 Correlation of genetic distance and geographic distance by Mantel test

2.3 遗传分化

分子方差分析(ANOVA)(表4)显示，大多数遗传变异存在于太湖新银鱼群体内(95.78%)，群体间的遗传变异为4.22%，固定系数($F_{st}=0.0422$)显著，这表明太湖新银鱼7个群体间存在显著的小尺度遗传分化。群体两两比较的21个组合中，18(85.7%)个组合中存在两个群体间显著的遗传

表4 太湖新银鱼群体遗传结构ANOVA分析

Tab. 4 ANOVA analysis of genetic structure in *N. taihuensis* populations

变异来源 source of variation	自由度 df	平方和 sum of squares	方差组分 variance components	方差比例 percentage of variation
群体间 among populations	6	69.613	0.095	4.22
群体内个体间 among individuals within populations	329	814.969	0.321	14.27
个体水平 within individuals	336	616.5000	1.834	81.51
总变异 total	671	1501.082	2.251	

分化($P < 0.01$)(表3), 这也证实群体间遗传分化较为显著。邛海与其他群体平均遗传分化指数值最大(平均 $F_{st} = 0.0786$), 其次为巢湖与其他群体平均遗传分化指数(平均 $F_{st} = 0.0546$)。邛海与巢湖的遗传分化最大($F_{st} = 0.1198$)。两两组合中没有检测到两个群体间显著遗传分化的为太湖vs.抚仙湖、太湖vs.洱海、抚仙湖vs.洱海。

MVSP分析前3个主成分的三维坐标图见图

3, 可以看出邛海群体、三峡库区群体和其他群体分别分布在3个不同的空间维度, 表明邛海群体、三峡库区群体已有明显的遗传分化。为了更清楚地分析太湖新银鱼群体之间的遗传分化关系, 又将除邛海和三峡库区群体以外的5个群体单独构建第一、二主成分的二维坐标图(图4), 图中明显地把巢湖和滇池群体独立出来, 它们与其他群体间也有一定程度的分化。

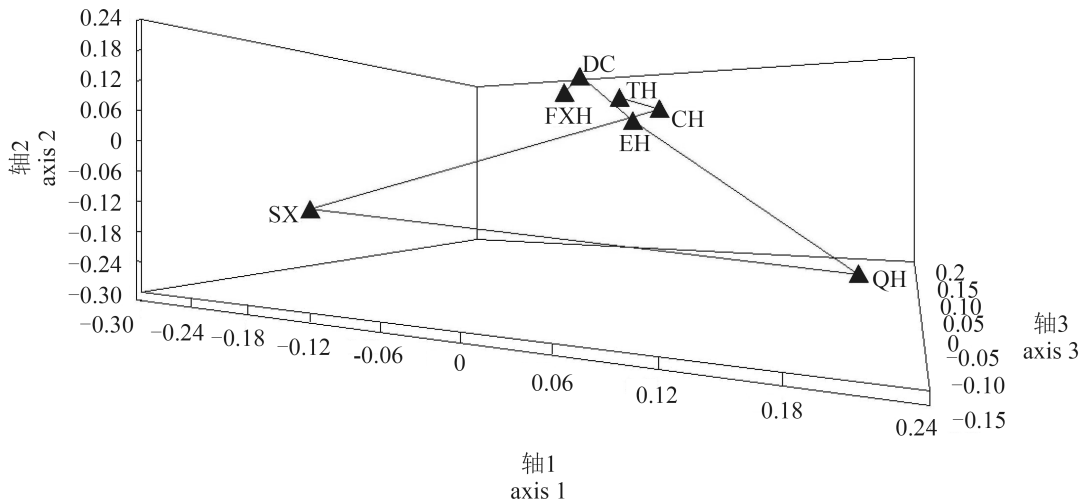


图3 太湖新银鱼7个群体的三维散点图

Fig. 3 3D scatter plot of seven *N. taihuensis* populations

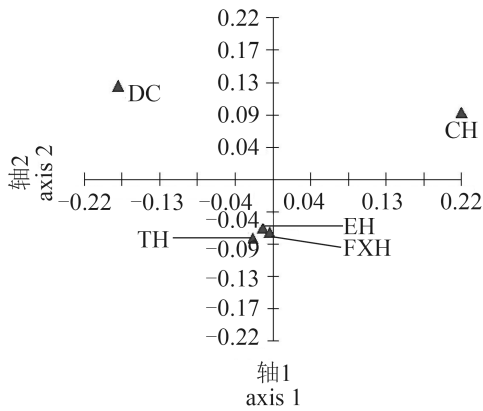


图4 太湖新银鱼5个群体的二维散点图

Fig. 4 2D scatter plot of five *N. taihuensis* populations

3 讨论

对于许多入侵种来说, 最初的种群常常是由原产地的少数个体繁衍而来, 入侵过程中可能会受到奠基者效应的影响, 遗传多样性水平会低于原产地^[30]。但情况往往并非如此, Bossdorf

等^[31]比较了13个外来植物种原产地与入侵地的遗传多样性, 发现大多数种类入侵地与原产地的遗传多样性水平相当, 2个种的入侵地的遗传多样性比原产地的水平高, 只有4个种入侵地的遗传多样性低于原产地的水平。本研究结果同样也证实了这一点, 本研究的5个入侵地的太湖新银鱼群体中, 4个入侵群体的遗传多样性高于原产地, 1个入侵群体低于原产地太湖群体而高于原产地巢湖群体的遗传多样性。究其原因, 可能与多次引种、种内杂交等过程相关。在20世纪80年代初期, 太湖新银鱼作为优良经济鱼类, 曾先后多次被引入到我国各大湖泊和水库, 尤其是云南高原湖泊^[32], 这样与原产地地理上相隔甚远的群体经过多次引种, 在引入地同一地点进行混合、杂交, 能够产生新的基因型, 有可能导致遗传多样性的增加^[14]。因此, 多次引种可以在很大程度上弥补奠基者效应造成的遗传多样性水平的下降。

Reed等^[33]研究发现种群的遗传多样性水平

与种群适合度存在显著的正相关。高水平的遗传多样性可以使入侵种通过快速进化来适应引入地的新生境,有助于其定居和扩散。研究证明太湖新银鱼在引入地能很快地适应新的环境,成为引入地的优势种,甚至成为入侵种,造成当地土著鱼类种群的衰退甚至灭绝^[9-10, 34]。从本研究4个入侵地的遗传多样性高于原产地来看,入侵地高水平的遗传多样性有可能赋予太湖新银鱼更高的进化潜力。如在原产地长江流域有春季和秋季两个繁殖群体^[35-36],而在入侵地云南高原湖泊,由于环境水温较高,一年四季均有繁殖群体^[37-38],增加了种群的适合度。

本研究发现,原产地巢湖的遗传多样性最低。环境监测资料表明,近年来巢湖富营养化程度不断加重、蓝藻频繁暴发,巢湖浮游动物尤其是枝角类数量要比太湖及其他湖泊低很多,再加上巢湖的刀鲚(*Coilia ectenes*)泛滥,对银鱼形成了食物和生态位的竞争压力^[39]。多方面的因素造成了巢湖的太湖新银鱼数量急剧下降,大量个体的消失可能会致使其携带的遗传多样性消失,从而造成原产地巢湖群体遗传多样性的降低。

分子变异分析表明,太湖新银鱼遗传变异主要存在于群体内(95.78%),群体间的遗传变异为4.22%,固定系数存在显著差异,且两两遗传分化指数分析显示,多数群体间的遗传差异显著,说明太湖新银鱼群体间存在显著的遗传分化。相比较而言,邛海群体与其他6个群体间的遗传分化指数最大,从UPGMA聚类图中也可以看出邛海群体与其他群体间具有明显的分化。同时巢湖、三峡库区、滇池群体分别与其他群体间也有一定程度的分化,MVSP主成分分析的三维坐标图和二维坐标图也同时证实了这一点。太湖新银鱼在长江中下游分布广泛,具丰富的天然地理种群,史杰蓄^[21]利用线粒体Cytb标记对8个原产地的太湖新银鱼群体分析也显示其原产地群体间的遗传分化显著,Zhao等^[22]也得出太湖新银鱼群体间遗传分化显著,并且部分种群内有亚种群的分化。原产地群体间遗传结构具有显著的差异性,因而较易于适应引入地变化的环境,这可能是太湖新银鱼引种成功率高和快速入侵的原因之一。

入侵物种的遗传变异可用来确定入侵物种的地理起源^[40]。UPGMA聚类分析显示云贵高原

湖泊群体和太湖群体聚为一个类群,三峡库区群体和巢湖群体聚为一个类群,邛海群体为一个类群。太湖新银鱼的传播可以借助于人为力量,如人为的引种,也可依靠其自身的游泳扩散能力。太湖新银鱼于20世纪80年代初相继引入云贵高原的滇池^[41]、洱海^[42]、星云湖^[43],20世纪90年代引入邛海^[12],并形成繁殖群体,然而抚仙湖和三峡库区并没有人为引入太湖新银鱼的记录。抚仙湖西南面有隔河与上游的星云湖相通,太湖新银鱼由星云湖经隔河游入抚仙湖,在抚仙湖快速扩散并形成能自然繁殖的群体^[44]。三峡库区在完成175 m蓄水目标后,使得库区形成一个生态位严重空缺的湖泊生态系统,长江中下游太湖新银鱼迁移到库区大量繁殖,迅速建群^[13]。因此,推测太湖新银鱼入侵的主要途径为人为扩散和自然扩散,滇池、洱海和邛海群体为人为因素造成的不同入侵起源,抚仙湖则是由一个入侵群体经过大量繁殖,再自然扩散形成,三峡库区群体则由自然扩散的群体大量繁殖而成。并且,由本研究的遗传关系可以推测抚仙湖和洱海群体的源种群可能是太湖群体。

本研究显示太湖新银鱼多数入侵地群体具有比原产地群体更高的遗传多样性,可能是由于多次引种至同一地点进行混合、杂交,导致产生新的基因型,从而造成遗传多样性的增加^[32]。太湖新银鱼群体具有显著的遗传结构差异性,这种特性较易于适应引入地环境,可能是太湖新银鱼引种成功率高和快速入侵的重要原因。

参考文献:

- [1] 徐海根,强胜,韩正敏,等. 中国外来入侵物种的分布与传入路径分析[J]. 生物多样性, 2004, 12(6): 626-638. Xu H G, Qiang S, Han Z M, et al. The distribution and introduction pathway of alien invasive species in China[J]. Biodiversity Science, 2004, 12(6):626-638(in Chinese).
- [2] Xie Y, Li Z Y, Gregg W P, et al. Invasive species in China - an overview. Biodiversity and Conservation[J]. 2001, 10(8): 1317-1341.
- [3] Rosecchi E, Thomas F, Crivelli A J. Can life - history traits predict the fate of introduced species? A case study on two cyprinid fish in southern France[J]. Freshwater Biology, 2001, 46(6): 845-853.
- [4] Kolar C S, Lodge D M. Ecological predictions and risk

- assessment for alien fishes in North America[J]. Science, 2002, 298(5596):1233-1236.
- [5] 李振宇, 谢焱. 中国外来入侵种[M]. 北京: 中国林业出版社, 2002.
- Li Z Y, Xie Y. Invasive alien species in China[M]. Beijing: China Forest Publishing House, 2002(in Chinese).
- [6] 潘勇, 曹文宣, 徐立蒲, 等. 鱼类入侵的生态效应及管理策略[J]. 淡水渔业, 2005,35(6): 57-60.
- Pan Y, Cao W X, Xu L P, *et al.* Ecological effects of fish invasion and its management policy[J]. Freshwater Fisheries, 2005,35(6): 57-60(in Chinese).
- [7] Copp G H, Vilizzi L, Mumford J, *et al.* Calibration of FISK, an invasiveness screening tool for nonnative freshwater fishes[J]. Risk Analysis, 2009, 29(3): 457-467.
- [8] 刘东, 李思发, 唐文乔. 世界范围内四大家鱼入侵现状及其适应特性[J]. 动物学杂志, 2012, 47(4): 143-152.
- Liu D, Li S F, Tang W Q. Invasion status world wide of the four major culture fishes and their adaptive features[J]. Chinese Journal of Zoology, 2012, 47(4):143-152(in Chinese).
- [9] 杨君兴. 云南外来鱼类和土著鱼类: 影响的方式和程度及相关问题研究[M]//汪松. 保护中国的生物多样性. 北京:中国环境科学出版社, 1996: 129-138.
- Yang J X. Foreign fish and native fish of Yunnan: influence pattern and extent and related problems[M]//Wang S. Protection of China's biodiversity. Beijing: China Environmental Science Press, 1996: 129-138(in Chinese).
- [10] 熊飞, 李文朝, 潘继征. 云南抚仙湖外来鱼类现状及相关问题分析[J]. 江西农业学报, 2008, 20(2): 92-94, 96.
- Xiong F, Li W C, Pan J Z. Present status of alien fishes and analysis of relative problems in Fuxian lake in Yunnan province[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2008, 20(2): 92-94, 96(in Chinese).
- [11] 倪勇, 伍汉霖. 江苏鱼类志[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006, 217-219.
- Ni Y, Wu H L. Fishes of Jiangsu Province[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2006, 217-219(in Chinese).
- [12] 何绍鹏. 邛海太湖新银鱼冬群的初步观测[J]. 西昌农业高等专科学校学报. 2003, 17(3):15-16.
- He S P. Observations on Tai-hu silver-fish's winter shoals in Qionghai Lake[J]. Journal of Xichang Agricultural College, 2003, 17(3):15-16(in Chinese).
- [13] 巴家文, 陈大庆. 三峡库区的入侵鱼类及库区蓄水对外来鱼类入侵的影响初探[J]. 湖泊科学, 2012, 24(2): 185-189.
- Ba J W, Chen D Q. Invasive fishes in Three Gorges Reservoir area and preliminary study on effects of fish invasion owing to impoundment[J]. Journal of Lake Sciences, 2012, 24(2): 185-189(in Chinese).
- [14] Kolbe J J, Glor R E, Schettino L R, *et al.* Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard[J]. Nature, 2004, 431(7005): 177-181.
- [15] Kanarek A R, Webb C T. Original article: allee effects, adaptive evolution, and invasion success[J]. Evolutionary Applications, 2010, 3(2): 122-135.
- [16] 夏德全, 曹莹, 吴婷婷, 等. 太湖中大银鱼、太湖新银鱼和寡齿新银鱼群体的遗传结构[J]. 水产学报, 1999, 23(3): 254-260.
- Xia D Q, Cao Y, Wu T T, *et al.* Genetic structures of population of *Protosalanx chinensis*, *Neosalanx taihuensis* and *Neosalanx oligodontis* in Lake Taihu[J]. Journal of Fisheries of China, 1999, 23(3): 254-260(in Chinese).
- [17] 张颖, 董仕, 王茜, 等. 大银鱼和太湖新银鱼同工酶遗传组成的研究[J]. 大连水产学院学报, 2005, 20(2): 111-115.
- Zhang Y, Dong S, Wang Q, *et al.* The isozyme genetic structures in large icefish (*Protosalanx hyalocranius*) and Taihu Lake icefish (*Neosalanx taihuensis*)[J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2005, 20(2): 111-115(in Chinese).
- [18] 张际峰, 郝培应, 聂刘旺, 等. 2种银鱼线粒体CO II 及侧翼tRNA基因的测定分析及其亲缘关系研究[J]. 中国海洋大学学报, 2008, 38(3): 424-428.
- Zhang J F, Hao P Y, Nie L W, *et al.* Studies on the analysis of sequences of CO II and its connected tRNA genes of mitochondrial genome from 2 species of Salangidae and their phylogenetic relationship[J]. Periodical of Ocean University of China, 2008, 38(3): 424-428(in Chinese).
- [19] 罗宏伟, 段辛斌, 王珂, 等. 三峡库区3种银鱼线粒体DNA细胞色素b基因序列多态性分析[J]. 淡水渔业, 2009, 39(6): 16-21.
- Luo H W, Duan X B, Wang K, *et al.* Genetic polymorphism analysis mitochondrial DNA cytochrome

- b sequences of three species of Salangidae in the Three Gorges reservoir[J]. *Freshwater Fisheries*, 2009, 39(6): 16-21(in Chinese).
- [20] 张迪, 雷光春, 龚成, 等. 基于COI基因序列的太湖新银鱼遗传多样性[J]. *湖泊科学*, 2012, 24(2): 299-306.
Zhang D, Lei G C, Gong C, *et al.* Genetic diversity of *Neosalanx taihuensis* based on mitochondrial COI sequences[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2012, 24(2): 299-306(in Chinese).
- [21] 史洁蕾. 长江流域两种新银鱼分子生态学初步研究[D]. 北京: 首都师范大学, 2008.
Shi J Q. Molecular ecology study on two icefish species in the Yangtze River[D]. Beijing: Capital Normal University, 2008(in Chinese).
- [22] Zhao L, Zhang J, Liu Z J, *et al.* Complex population genetic and demographic history of the Salangidae, *Neosalanx taihuensis*, based on cytochrome b sequences[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2008, 8(1): 201.
- [23] Liu H Y, Li C Y, Xiong F. Isolation and characterization of 19 polymorphic microsatellite loci from *Neosalanx taihuensis*, a rapidly invasive and adaptative species[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2015, 61: 121-123.
- [24] Glaubitz J. CONVERT: a user-friendly program to reformat diploid genotypic data for commonly used population genetic software packages[J]. *Molecular Ecology Notes*, 2004, 4(2): 309-310.
- [25] Raymond M, Rousset F. GENEPOP (version 1.2), population genetics software for exact test and ecumenism[J]. *Journal of Heredity*, 1995, 86: 248-249.
- [26] Excoffier L, Smouse P E, Quattro J M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction sites data[J]. *Genetics*, 1992, 131(2): 479-491.
- [27] Schneider S, Kueffer J M, Roessli D, *et al.* Arlequin, a software for population genetic data analysis: version 2.0[J]. Geneva: University of Geneva, 2000.
- [28] Jensen J L, Bohonak A J, Kelley S T. Isolation by distance, web service[J]. *BMC Genetics*, 2005, 6: 13.
- [29] Rohlf F J. NTSYSpc numerical taxonomy and multivariate analysis system: Version 2.1[R]. New York: Department of Ecology and Evolution State University of New York Stony Brook, 2000.
- [30] 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).
- [31] Bossdorf O, Auge H, Lafuma L, *et al.* Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations[J]. *Oecologia*, 2005, 144(1): 1-11.
- [32] 路瑞锁, 宋豫秦. 云贵高原湖泊的生物入侵原因探讨[J]. *环境保护*, 2003, (8): 35-37.
Lu R S, Song Y Q. Reasons of biological invasion in lakes of Yungui Plateau[J]. *Environmental Protection*, 2003, (8): 35-37(in Chinese).
- [33] Reed D H, Frankham R. The correlation between population fitness and genetic diversity[J]. *Conservation Biology*, 2003, 17(1): 230-237.
- [34] 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 changes of fish resources in lake Fuxian, Yunnan province[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2006, 18(3): 305-311. (in Chinese).
- [35] 杨战伟, 李钟杰, 刘家寿, 等. 丹江口水库太湖新银鱼不同繁殖群体的繁殖特征比较[J]. *淡水渔业*, 2012, 42(5): 58-62.
Yang Z W, Li Z J, Liu J S, *et al.* A comparative study on reproductive characteristics of different spawning stocks of the icefish (*Neosalanx taihuensis*) in the Danjiangkou Reservoir[J]. *Freshwater Fisheries*, 2012, 42(5): 58-62(in Chinese).
- [36] 龚望宝, 吴朗, 程飞, 等. 三峡水库太湖新银鱼春季和秋季繁殖群体的繁殖生物学特征比较[J]. *水生生物学报*, 2010, 34(5): 1065-1068.
Gong W B, Wu L, Chen F, *et al.* A comparative study on reproductive characteristics of the spring and autumn spawning stocks of *Neosalanx taihuensis* Chen in the Three Gorges reservoir[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2010, 34(5): 1065-1068(in Chinese).
- [37] 吴朗. 太湖新银鱼不同纬度移殖种群生活史对策比较研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2012.
Wu L. Comparative study on life history strategy of

- introduced *Neosalanx taihuensis* at different latitudes[D]. Beijing: Graduate University of Chinese Academy of Sciences, 2012(in Chinese).
- [38] Zhu F Y, Ye S W, Li Z J, *et al.* Growth and reproduction of the non-native icefish *Neosalanx taihuensis* Chen, 1956(Salangidae) in a plateau lake, southwestern China[J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2014, 30(5): 862-869.
- [39] 过龙根, 谢平, 倪乐意, 等. 巢湖渔业资源现状及其对水体富营养化的响应研究[J]. *水生生物学报*, 2007, 31(5): 700-705.
- Guo L G, Xie P, Ni L Y, *et al.* The status of fishery resources of Lake Chaohu and its response to eutrophication[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2007, 31(5): 700-705(in Chinese).
- [40] Meekins J F, Ballard H E, Mccarthy B C. Genetic variation and molecular biogeography of a North American invasive plant species (*Alliaria Petiolata*, Brassicaceae)[J]. *International Journal of Plant Science*, 2001, 162(1): 161-169.
- [41] 高礼存, 庄大栋, 迟金钊, 等. 滇池移殖太湖短吻银鱼试验研究[J]. *湖泊科学*, 1989, 1(1): 79-88.
- Gao C L, Zhuang D D, Chi J Z, *et al.* Test study of introducing *Neosalanx taihuensis* Chen into Dianchi Lake[J]. *Journal of Lake Sciences*, 1989, 1(1): 79-88(in Chinese).
- [42] 吴庆龙, 李万全, 王四方, 等. 洱海产太湖新银鱼的生长特性及其渔业利用[J]. *中国水产科学*, 1998, 5(2): 110-113.
- Wu Q L, Li W Q, Wang S F, *et al.* The growth features of *Neosalanx taihuensis* in Erhai Lake and its fisheries utilization[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 1998, 5(2): 110-113(in Chinese).
- [43] 陈培康, 余文荣, 何家荣. 云南星云湖移植太湖新银鱼试验[J]. *淡水渔业*, 1989, 1: 31-32.
- Chen P K, Yu W R, He J R. Introducing *Neosalanx taihuensis* into Xinyun Lake of Yunnan Province[J]. *Freshwater Fisheries*, 1989, 1: 31-32(in Chinese).
- [44] 覃剑晖, 谢平, 徐军. 抚仙湖太湖新银鱼的生长特性及其渔业利用[J]. *水生生物学报*, 2009, 33(2): 352-354.
- Qin J H, Xie P, Xu J. The growth features of *Neosalanx taihuensis* in Lake Fuxian and its fisheries utilization[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2009, 33(2): 352-354(in Chinese).

Population genetic structure of *Neosalanx taihuensis* between invasive and original areas revealed by microsatellite DNA

LIU Hongyan, LI Cunyao, XIONG Fei*

(School of Life Sciences, Jiangnan University, Wuhan 430056, China)

Abstract: *Neosalanx taihuensis* is a small-sized freshwater fish from the Salangidae family, and is found mainly in the middle and lower reaches of the Yangtze River, including its tributaries and affiliated lakes. *N. taihuensis* has a high commercial value, and was therefore introduced to lakes and reservoirs in many Chinese provinces during the 1980s. It very rapidly adapted to the new conditions present in these lakes and reservoirs, quickly becoming the dominant species of fish. This caused a population decline in several native species, which led to notable changes in the community structure of fish and even local extinctions. It is currently understood that the level of genetic variation present in a population influences its ability to adapt to changing conditions. Therefore, in order to better understand the genetic mechanisms that allow *N. taihuensis* to successfully invade and adapt to new ecosystems, 10 microsatellite loci were performed to comparatively analyze population genetic structure of *N. taihuensis* between 5 invasive areas and 2 original areas. Genetic diversity parameters indicated that invasive populations from Dianchi Lake, Qionghai Lake, Fuxianhu Lake and Three Gorges reservoir had higher levels of genetic diversity than those living in original areas of Taihu Lake and Chaohu Lake, and invasive population from Erhai Lake had the lower level of genetic diversity than that from Taihu Lake, but higher level of genetic diversity than that from Chaohu Lake, whilst original area of Chaohu Lake had the lowest level of genetic diversity. The value of pairwise genetic distance was from 0.0062 to 0.1013. The genetic distance between Qionghai and Chaohu populations was the greatest, whilst the genetic distance between Taihu Lake and Fuxianhu Lake populations was the smallest. Both genetic distance and UPGMA clustering results showed that the Qionghai population had the farthest genetic relation with the other populations, whilst relationship between Taihu Lake and Fuxianhu Lake populations was the nearest. ANOVA analysis revealed most of the total variation occurred within populations (95.78%) and a small amount of differentiation among populations (4.22%). F_{st} value (0.0422) was significant, which exhibited a low and significant population differentiation. Out of 21 pairwise comparisons of populations, significant genetic divergence was detected in 18 pairs (85.7%) of populations, which also confirms the significant population differentiation. The value of F_{st} between Qionghai Lake and Chaohu Lake populations was maximum among all pairwise comparisons. Significant genetic differentiation was not found in three pairs of populations: Taihu Lake vs. Fuxianhu Lake, Taihu Lake vs. Erhai Lake and Fuxianhu Lake vs. Erhai Lake. MVSP principal component analysis demonstrated the populations from Qionghai Lake, Three Gorges reservoir, Chaohu Lake and Dianchi Lake displayed a clear differentiation. It could conclude that high level of genetic diversity and the significant difference of genetic structure might be the important reasons for successful invasion of *N. taihuensis*.

Key words: *Neosalanx taihuensis*; invasive fish; genetic diversity; genetic differentiation; microsatellite

Corresponding author: XIONG Fei. E-mail: xiongfei@jhun.edu.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (51109091); Overseas Research Project of Jiangnan University