

基于线粒体 *Cyt b* 基因的黄海、东海小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*) 群体遗传结构^{*}

吴仁协^{1, 2} 柳淑芳¹ 庄志猛^{1 * *} 金显仕¹ 苏永全² 唐启升¹

1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 山东省渔业资源与生态环境重点实验室, 青岛 266071; 2. 厦门大学海洋系, 厦门 361005

摘要 采用线粒体 DNA 细胞色素 *b* 基因全序列分析技术研究了黄海、东海小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*) 的群体遗传结构. 在所分析的 9 个取样点 177 个个体中, 共检测到 137 个单倍型. 9 个群体呈现出高的单倍型多样性 ($h=0.956-1.00$) 和低的核苷酸多样性 ($\pi=0.0037-0.0058$). 单倍型邻接关系树的拓扑结构比较简单, 没有明显的地理谱系结构. 分子方差分析和 F_{ST} 显示小黄鱼的遗传变异均来自群体内个体间, 而群体间无显著遗传分化. Exact 检验表明单倍型在两两群体间分布频率的差异是不显著的. 中性检验和核苷酸不配对分析均表明黄海、东海的小黄鱼经历了群体扩张, 扩张时间约为 78—138 ka 前. 研究结果表明, 黄海、东海小黄鱼群体间具有高度的基因交流, 是一个随机交配的群体. 较强的扩散能力, 黄海、东海的海洋环流以及近期的群体扩张可能是造成黄海、东海小黄鱼群体间遗传同质性较高的原因.

关键词 小黄鱼 细胞色素 *b* 基因 群体遗传结构

小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*) 属石首鱼科 (Sciaenidae)、黄鱼属 (*Larimichthys*), 为暖温性底层鱼类, 广泛分布于渤海、黄海和东海, 是我国最重要的海洋渔业经济种类之一^[1]. 由于过度捕捞, 小黄鱼资源曾严重枯竭, 近年来虽有所恢复, 但种群结构仍较为脆弱^[2]. 有关小黄鱼的研究大多集中在渔业生物学和渔业生态学方面^[2, 3]; 在群体遗传学方面, 蒙子宁等^[4]和许广平等^[5]分别采用 RAPD 和 ISSR 技术研究了黄海、东海小黄鱼的遗传多样性. 迄今, 鲜见涉及小黄鱼的分子系统地理学及其种群历史动态分析方面的报道.

物种的分布格局受环境因素的时空作用, 历史上的气候波动、地貌变迁等古气候和古地质事件对物种的分布扩散和系统进化都会产生深刻影响, 这些影响往往体现在动物的遗传变异中^[6]. DNA 序列中多态的数量和分布模式可以为推测群体历史提

供遗传学信息, 同时也可以探讨产生和维持这些多态的机制^[7]. 随着溯祖理论的发展和统计方法的改进, 基于 DNA 序列的群体遗传结构分析可阐明种群的系统地理谱系结构和解释与种群历史相关的地理进化过程^[8, 9]. 线粒体 DNA (mtDNA) 因其结构简单、母系遗传、不重组、进化速率快等特点, 已成为分析群体遗传结构、系统地理格局和推测群体历史动态等方面的有力工具^[8]. 本研究采用 mtDNA 细胞色素 *b* (*Cyt b*) 基因全序列分析技术, 分析黄海、东海小黄鱼群体遗传结构并探讨其群体历史动态, 以为小黄鱼的资源管理和保护提供参考.

1 材料与方法

1.1 实验材料

小黄鱼样品为 2006—2008 年黄海水产研究所

2009-02-19 收稿, 2009-05-25 收修修改稿

* 国家自然科学基金(批准号: 40776097)、国家高技术研究发展计划(批准号: 2009AA09Z401)青岛市科技计划(批准号: 08-1-3-25-jch)和中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(批准号: 2007-gy-06)资助项目

** 通信作者, E-mail: zhuangzm@ysfri.ac.cn

©1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

“北斗”号调查船在执行黄海、东海渔业资源调查时采集于 9 个采样地点共 177 个个体(表 1, 图 1)。采集后取小黄鱼肌肉组织于 95%乙醇中保存备用。

表 1 小黄鱼的取样信息和群体遗传多样指数

样品名称	样品数量	采样时间	单倍型数目	单倍型多样性	核苷酸多样性
A	19	2007-09-03	18	0.994±0.019	0.0047±0.0027
B	18	2007-03-22	16	0.987±0.023	0.0046±0.0026
C	10	2007-04-07	10	1.000±0.045	0.0050±0.0030
D	24	2007-08-29	22	0.993±0.014	0.0053±0.0029
E	30	2008-01-19	29	0.998±0.009	0.0048±0.0026
F	19	2007-08-27	18	0.994±0.019	0.0048±0.0027
G	19	2007-08-24	19	1.000±0.017	0.0058±0.0032
H	21	2007-05-08	20	0.995±0.017	0.0048±0.0027
I	17	2006-12-04	13	0.956±0.037	0.0037±0.0022
总样品	177		137	0.989±0.004	0.0048±0.0026

1.2 序列测定

取背部肌肉约 100 mg, 按照酚-氯仿法提取基因组 DNA^[10]。采用引物 L14724 (5'-GACTT-

GAAAAACCACCGTTG-3') 和 H15915 (5'-CTC-CGATCTCCGGATTACAAGAC-3')^[11] 扩增小黄鱼 mtDNA Cyt b 基因全序列, 引物分别位于 tRNA-Glu 和 tRNA-Thr 上。PCR 反应的总体积为 50 μL, 包括 1.25 U 的 *Taq* DNA 聚合酶 (TaKaRa), 200 nmol/L 的正反向引物, 200 μmol/L 的每种 dNTP, 10 mmol/L Tris pH 8.3, 50 mmol/L KCl 和 1.5 mmol/L MgCl₂, 基因组 DNA 约为 50 ng。每组 PCR 均设阴性对照用来检测是否存在污染。PCR 扩增在 Veriti 96 Well 热循环仪 (Applied Biosystems) 上进行, 程序为: 94℃ 预变性 4 min, 94℃ 变性 45 s, 49℃ 退火 45 s, 72℃ 延伸 45 s, 循环 35 次, 然后 72℃ 后延伸 7 min。采用胶回收试剂盒 (天根生化科技有限公司) 进行 PCR 产物的回收和纯化, 纯化的 PCR 产物由北京六合华大基因科技股份有限公司进行测序。采用 L14724 和 H1 (5'-CAGAGGTTGTTTGAGCCTGTTT-3') 以及 L1 (5'-TCACTCGCTTCTTCGCCTTC-3') 和 H15915 两对引物分段进行双向测序。

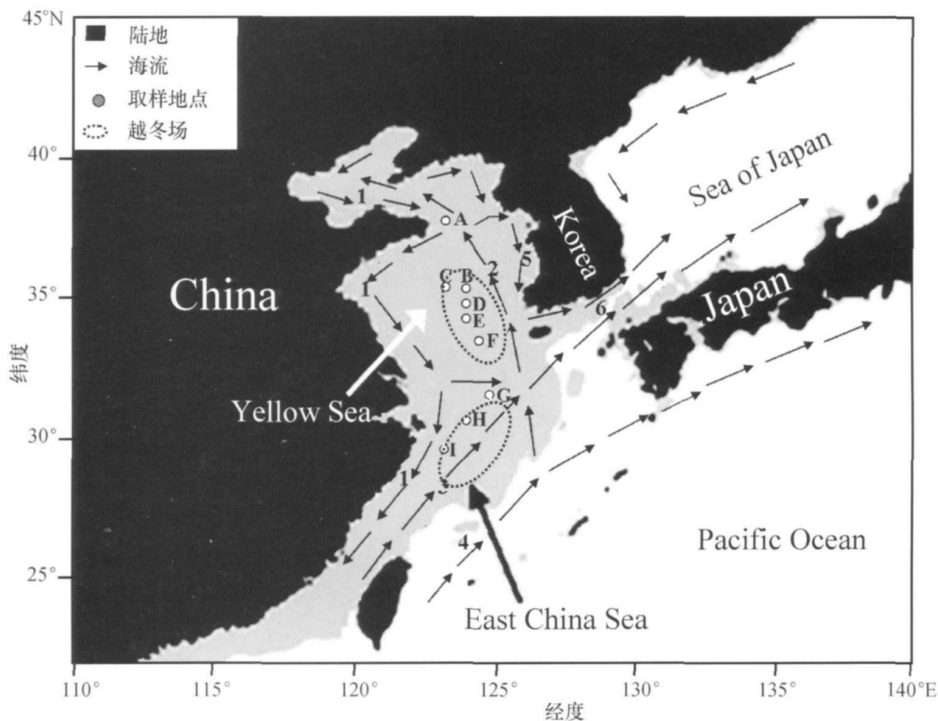


图 1 小黄鱼的取样位置(A 至 I)和海流模式图(1 至 6)

图中灰色部分代表冰期因海平面下降成为陆地的浅海陆架区。海流: 1 中国沿岸流, 2 黄海暖流, 3 台湾暖流, 4 黑潮暖流, 5 朝鲜西岸沿岸流, 6 对马暖流

1.3 数据分析

1.3.1 序列分析 应用 Dnastar 软件包 (DNASTAR, Inc., USA) 对序列进行编辑、校对和排序, 并对排序结果进行分析和手工调整, 用 DnaSP4.0 软件^[12] 确定单倍型. 单倍型数目、多态位点、转换、颠换、插入/缺失等分子多样性指数使用 Arlequin3.1 软件^[13] 统计获得. 单倍型多样性 (h)、核苷酸多样性 (π)、两两序列间的平均核苷酸差异数 (k) 根据 Nei^[14] 的公式由 Arlequin3.1 软件计算. 采用 Modeltest ver. 3.06^[15] 中的等级似然比检验 (hierarchical likelihood ratio test) 来选择 DNA 序列最佳替换模型.

采用 MEGA3.0 软件^[16] 按照 TrN^[17] 进化模型来构建单倍型邻接关系树^[18], 系统树的可靠性采用 1000 次重抽样评估. 应用星状收缩算法 (star contraction algorithm) 分析单倍型间关系^[19], 单倍型主干网络关系图由 Network 4.5 软件 (<http://www.fluxus-technology.com>) 绘制.

1.3.2 群体遗传结构分析 使用分子变异分析 (AMOVA)^[20] 来评估群体间遗传变异, 通过 1000 次重抽样来检验不同遗传结构水平上协方差的显著性. 采用分化固定指数 (F_{ST}) 来评价两两群体间的遗传差异^[21], 通过 1000 次重抽样来检验两两群体间 F_{ST} 的显著性. 通过设定两种 AMOVA 分析来检验小黄鱼的群体结构: 一是按照样品的地理来源将小黄鱼 9 个群体划分为 2 个组群, 分别对应两个不同的海区以验证是否存在显著的地理结构, A, B, C, D, E, F 群体划分为黄海组群, G, H, I 群体划分为东海组群; 二是将 9 个群体都归为一个组群以验证群体间是否具有显著的遗传分化. 此外, 采用 Exact 检验检测单倍型在两两群体间分布频率的差异来评价群体间的遗传分化^[22]. 上述分析均由 Arlequin3.1 软件计算, 单倍型间的遗传距离采用 TrN 核苷酸进化模型计算.

1.3.3 群体历史动态分析 采用中性检验和核苷酸不配对分布分析来检测小黄鱼的群体历史动态. 由 Tajima's D 检验^[23] 和 Fu's F_s 检验^[24] 来进行中性检验. 核苷酸不配对的观测分布和群体扩张模型下的预期分布之间的一致性采用最小方差法来检

验^[25]. 对于观测分布没有显著偏离预期分布的群体, 采用广义非线性最小方差法 (general non-linear least-square) 来估算扩张参数 τ , 其置信区间 (CI) 采用参数重抽样法 (parametric bootstrap approach) 计算^[26]. 参数 τ 通过公式 $\tau = 2ut$ 转化为实际的扩张时间, 其中 u 是所研究的整个序列长度的突变速率, t 是自群体扩张开始到现在的时间. 参照其他硬骨鱼类的 mtDNA Cyt b 基因 2%/Ma (百万年) 的分歧速率^[27] 来估计小黄鱼的群体扩张时间. 上述分析均由 Arlequin3.1 软件计算.

2 结果

2.1 分子多态

所分析的黄海、东海 9 个样本共 177 尾小黄鱼的 Cyt b 基因全序列长度均为 1141 bp, 其 T, C, A, G 平均含量分别为 26.5%, 34.3%, 23.8%, 15.4%; A + T 含量 (50.3%) 与 C + G 含量 (49.7%) 相近. 在 1141 位点中, 共检测到 158 个多态位点, 其中单态核苷酸变异位点 85 个, 简约信息位点 73 个. 这些多态位点共定义了 167 处核苷酸替换, 其中有 149 处转换和 18 处颠换, 没有检测到插入/缺失的现象. 在 177 个个体中, 共检测到 137 个单倍型, 其中 14 个单倍型出现在两个或两个个体以上, 其中 13 个单倍型是群体间共享的, 其余 123 个单倍型均为群体的特有单倍型. 所获得的 137 个 Cyt b 单倍型全部提交到 GenBank, 序列登录号为 FJ609001—FJ609137.

2.2 单倍型遗传学关系

单倍型邻接关系树的大部分节点分支的支持率较低 ($< 50\%$), 没有明显的地理谱系结构 (图 2). 每个群体的单倍型都广泛分布在单倍型邻接关系树上. 这种简单的谱系结构与群体遭受瓶颈效应后经历群体扩张的特征相一致. 单倍型主干网络关系图呈星状结构 (图略), 存在一个主体单倍型 (FJ609003) 位于网络关系图的中心, 不具有明显的地理结构.

2.3 群体遗传结构

小黄鱼各群体的单倍型多样性都非常高, 为 0.956—1.000; 而核苷酸多样性较低, 为 0.0037—

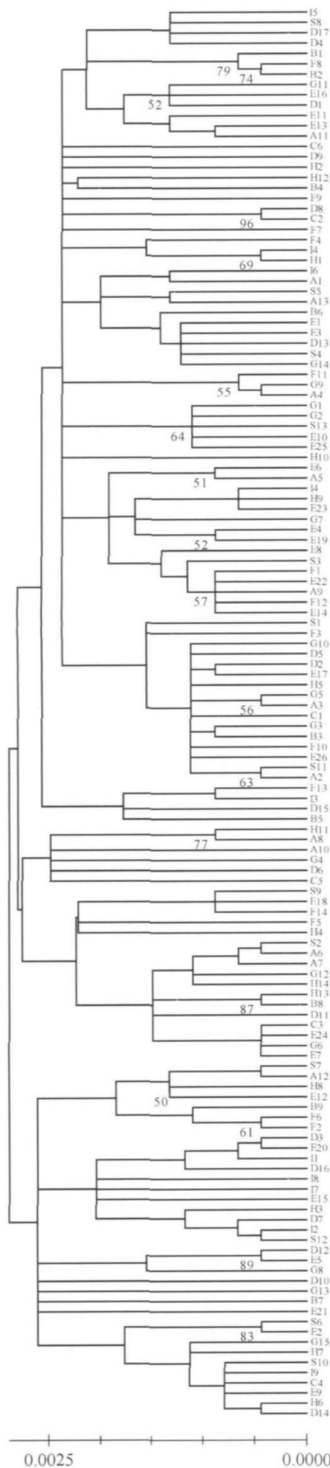


图 2 小黄鱼 Cyt b 单倍型的邻接关系树

单倍型间遗传距离根据 TrN 进化模型计算，各分支上的数字为重抽样分析得到的支持率(未标出数字的分支其支持率小于 50%)，S1-S13 为群体间共享单倍型 其余单倍型编号为群体的特有单倍型

0.0058(表 1)。合并分析小黄鱼的 177 个个体，单倍型多样性为 0.989，核苷酸多样性为 0.0048，两两单倍型间平均核苷酸差异数为 5.521。总体来看，群体间的单倍型多样性和核苷酸多样性差异均较小，其遗传多样性没有表现出明显的地理趋势。

两两群体间的 F_{ST} 值为 -0.01760 至 0.02374，统计检验均不显著 ($P > 0.05$) (表 2)，表明群体间存在高度的遗传同质性。两种 AMOVA 分析结果显示在黄海与东海组群间 ($P = 0.892$) 以及 9 个群体间 ($P = 0.804$) 均不存在显著的遗传结构(表 3)。所有的遗传变异均分布在群体内，并且部分的 ϕ -statistics 值为负。Exact 检验分析表明，单倍型在两两群体间分布频率的差异均不显著 ($P = 0.241 - 1.000$)，符合黄海、东海小黄鱼是一个随机交配的群体的零假设。

表 2 小黄鱼两两群体间的 F_{ST} 值

样品名称	A	B	C	D	E	F	G	H
A								
B	0.0005							
C	0.0237	-0.0129						
D	0.0118	-0.0176	-0.0031					
E	0.0113	-0.0030	0.0046	0.0033				
F	-0.0134	0.0026	0.0115	0.0087	0.0005			
G	-0.0085	-0.0077	-0.0146	0.0080	-0.0067	-0.0135		
H	0.0028	-0.0126	-0.0105	0.0032	-0.0052	0.0048	-0.0024	
I	0.0073	-0.0079	0.0233	-0.0080	-0.0071	-0.0053	-0.0055	-0.0005

表 3 小黄鱼群体的分子变异分析 (AMOVA)

变异来源	变异成分	所占比例/ %	ϕ -statistics	P
2 个组群				
组群间	-0.0010	-0.36	-0.0036	0.892
组群内群体间	0.0018	0.07	0.0007	0.673
群体内	2.7634	100.30	-0.0030	0.580
1 个组群				
群体间	-0.0011	-0.23	-0.0023	0.804
群体内	0.4956	100.23		

2.4 群体历史动态

由于群体间不存在显著的遗传分化，我们合并了样品分析小黄鱼的群体历史动态。小黄鱼的单倍型核苷酸不配对分布呈单峰类型，与群体扩张模型下的预期分布相符合(图 3)。拟合优度检验显示

SSD 值和 Raggedness 指数均较小, 统计检验均不显著 ($P > 0.05$) (表 4), 表明所观测的核苷酸不配对分布没有显著偏离群体扩张模型. 中性检验表明 (表 4), Tajima's D 和 Fu's F_s 值均为负值, 并且

统计检验均达显著水平 ($P < 0.05$), 提示小黄鱼经历了群体扩张事件. 小黄鱼的 τ 值为 5.482 (95% CI: 3.580—6.305), 据此推算小黄鱼的群体扩张时间约为 120000 前 (95% CI: 78000—138000).

表 4 小黄鱼中性检验、核苷酸不配对分布分析以及拟合优度检验

样品名称	Tajima's D 检验		Fu's F_s 检验		核苷酸不配对分析			拟合优度检验			
	D	P	F_s	P	τ (95% CI)	θ_0	θ_1	SSD	P	Raggedness index	P
总样品	-2.545	0.000	-25.102	0.000	5.482(3.580—6.305)	0.000	80.938	0.001	0.550	0.009	0.850

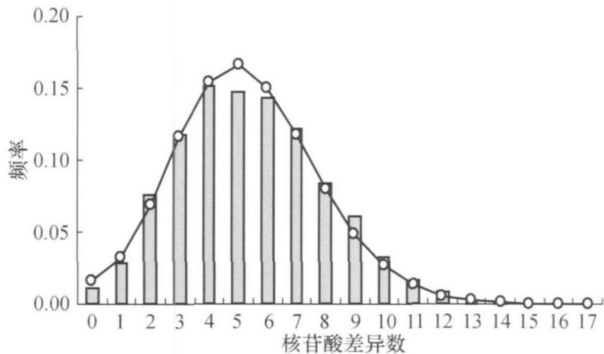


图 3 小黄鱼 *Cyt b* 单倍型的核苷酸不配对分布柱状图为观测值, 曲线为群体扩张模型下的预期分布

3 讨论

与基于 *Cyt b* 基因序列分析技术所得到的其他海水鱼类遗传多样性水平相比, 如大西洋鳕 (*Gadus morhua*) ($h=0.781$, $\pi=0.0048$)^[28]、日本鳕 (*Engraulis japonicus*) ($h=0.957$, $\pi=0.00644$)^[29]、钩牙皇石首鱼 (*Macrodon ancylodon*) ($h=0.906$, $\pi=0.0185$)^[30], 小黄鱼的遗传多样性总体水平表现出高 h (0.989), 低 π (0.0048) 特点. 这种高 h , 低 π 的遗传多样性通常是由一个较小的有效种群经过近期快速增长成一个大的种群所引起的^[31]. 中性检验和核苷酸不配对分布分析均表明黄海、东海的小黄鱼经历了群体扩张, 扩张时间约为 78—138 ka 前, 处于晚更新世时期. 更新世冰期气候的周期性波动导致许多物种的分布范围经历了收缩和扩张, 这些变化通常会对种内遗传多样性产生重要影响^[6, 8]. 在更新世冰期, 黄海的全部大陆架以及东海约有 $850 \times 10^3 \text{ km}^2$ 的大陆架因每次冰盛期海平面的下降 (比现在海平面约低 130m) 而成为陆地 (图 1)^[32], 这必然导致小黄鱼在该分布区的灭绝. 随着冰后期

海平面上升, 冰期避难所的小黄鱼可能发生群体扩张重新进入黄海、东海大陆架区. 在这种群体的快速扩张过程中, 可产生出许多新的突变, 这虽然积累了单倍型的多样性, 尚缺足够的时间积累核苷酸序列的多样化^[31]. 因此, 可以推测黄海、东海小黄鱼经历的更新世群体扩张是导致其“高 h , 低 π ”遗传多样性模式的原因. 黄海、东海有些鱼类, 如花鲈 (*Lateolabrax maculatus*)^[27]、黄姑鱼 (*Nibea albiflora*)^[33] 等也存在类似遗传多样性模式. Liu 等^[27] 研究发现位于花鲈冰期避难所东海海盆附近的威海群体的核苷酸多样性明显高于远离冰期避难所的北海群体. 在本研究中, 黄海、东海小黄鱼 9 个群体的核苷酸多样性没有表现出明显的地理趋势, 因此难以肯定小黄鱼的冰期避难所是否也是位于东海盆地.

两两群体间的 F_{ST} AMOVA 分析结果、单倍型邻接关系树和单倍型网络关系图均表明黄海、东海小黄鱼 9 个群体间的遗传差异不显著, 不存在显著的系统地理格局. Exact 检验分析结果也表明黄海、东海小黄鱼群体间无明显遗传分化, 是一个随机交配的群体. 如果海洋生物群体间不存在遗传分化, 可能是群体还没有达到平衡状态或是幼体具有较强的扩散能力^[34]. Liu 等^[34] 和 Han 等^[35] 分别对西北太平洋的梭鱼 (*Chelon haematocheilus*) 和白姑鱼 (*Pennahia argentata*) 的群体遗传结构研究发现, 中、日群体间的这两种鱼类均具有显著的遗传分化, 但在黄海、东海群体间均无明显分化. 这两种鱼类中、日群体间的显著遗传分化是由于更新世冰期海平面下降导致中、日边缘海间的隔离分化所致的, 而黄海、东海群体间缺乏明显的遗传分化则是因为这两种鱼类在中国大陆架区发生了近期的大范围栖息地扩张所引起的^[34, 35]. 这表明更新世的冰期

事件对黄海、东海鱼类的 mtDNA 的遗传结构具有重要作用. 与上述研究结论相似, 黄海、东海小黄鱼缺乏系统地理结构的一个重要原因应该是黄海、东海小黄鱼群体栖息地扩张发生的时间比较晚, 群体尚缺足够的时间在迁移和漂变之间取得平衡^[36].

海洋生物通常在非常广阔的分布范围内具有遗传同质性, 这是因为在缺少影响扩散障碍的海洋环境里, 海洋生物的卵、幼体以及成体因其较强的扩散能力可导致群体间产生频繁的基因交流^[31]. 小黄鱼的产卵期为 3—5 月, 属漂浮性卵, 受精卵在水温 12.5—14 °C、盐度 31‰ 左右时约经 84 h 孵化^[37]. 目前对小黄鱼的幼体浮游期缺乏了解, 但同属的大黄鱼 (*L. crocea*) 幼体浮游期为 30—40 d^[38], 推测小黄鱼的幼体浮游期应该为 1 个月左右. 此外, 小黄鱼具有明显的季节性洄游, 其产卵场分布于渤海、黄海和东海 (26°N 以上) 近岸, 而越冬场则位于黄海、东海外海的深水区^[1]. 这些生活史特征表明小黄鱼的卵、幼体和成体具有较强的扩散潜力. 黄海、东海的主要流系包括中国沿岸流、黑潮、台湾暖流和黄海暖流, 这些交汇的海洋环流有利于该海域生物的卵和幼体扩散 (图 1). 中国沿岸流是一支由渤海海峡流出沿海岸南下的低温、低盐的海流^[32]. 因此, 在黄海西海岸产卵的小黄鱼的卵和幼体可随中国沿岸流向南漂流而成为东海区小黄鱼的补充群体. 黄海南部和东海北部的小黄鱼越冬场可能因台湾暖流和黄海暖流的交汇而具有连续性分布, 促进了群体间的基因交流. 除上述海流外, 长江径流对黄海南部和东海北部的水文状况和生物群落结构也有较大的影响^[39]. 然而, 研究表明长江径流并不构成黄姑鱼扩散的一个有效障碍, 长江径流对其群体遗传结构无显著影响^[33]. 因此, 我们认为小黄鱼较强的扩散能力和黄海、东海的海洋环流可能是造成黄海、东海小黄鱼具有较高遗传同质性的另一个重要原因.

蒙子宁等^[4]通过对黄海、东海 5 个取样点共计 48 个小黄鱼个体的 RAPD 分析表明, 群体间具有较高的遗传分化, 可分为北、中、南 3 个地理群系, 这与本研究结果不一致. 除检测样本大小不同外, 造成两者研究差异可能与所使用的标记不同有关. Pogson 等^[40]比较了大西洋鳕鱼 (*G. morhua*) 6 个群体的同工酶和 RFLP 数据, 发现两者在遗传结

构上的结论明显不一致, 类似的情况在日本鳎^[29]、欧洲鳗鲡 (*Anguilla anguilla*)^[41] 等也有报道. 本项研究的黄海、东海小黄鱼是一个随机交配的群体的结论符合将其作为一个单一种群的管理概念, 然而在渔业管理应用中应持谨慎态度, 特别是在不同的研究结果难以获得参比的情况下, 因此, 必须采用其它标记技术如 SSR, AFLP, SNP 等全面检测其群体遗传结构.

参 考 文 献

- 1 刘效舜. 黄渤海区渔业资源调查与区划. 北京: 海洋出版社, 1990, 191—200
- 2 金显仕, 赵允勇, 孟田湘, 等. 黄、渤海生物资源与栖息环境. 北京: 科学出版社, 2005, 308—322
- 3 林龙山, 程家骅, 姜亚洲, 等. 黄海南部和东海小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*) 产卵场分布及其环境特征. 生态学报, 2008, 28(8): 3485—3494
- 4 蒙子宁, 庄志蒙, 金显仕, 等. 黄海和东海小黄鱼遗传多样性的 RAPD 分析. 生物多样性, 2003, 11(3): 197—203
- 5 许广平, 仲霞铭, 丁亚平, 等. 黄海南部小黄鱼群体遗传多样性研究. 海洋科学, 2005, 29(11): 34—38
- 6 Hewitt GM. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature, 2000, 405: 907—913
- 7 Li WH. Molecular Evolution. Sunderland: Sinauer Associates, 1997
- 8 Avise JC. Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge: Harvard Univ Press, 2000
- 9 Emerson BC. Evolution on oceanic islands: Molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process. Molecular Ecology, 2002, 11: 951—966
- 10 Sambrook J, Russell DW 著. 黄培堂, 王嘉玺, 朱厚础, 等译. 分子克隆实验指南. 北京: 科学出版社, 2002, 463—618
- 11 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: 163—173
- 12 Rozas J, Sanchez-DelBarrio JC, Messeguer X, et al. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. Bioinformatics, 2003, 19: 2496—2497
- 13 Excoffier L, Laval G, Schneider S. Arlequin ver 3. 1: An Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis. University of Bern, Switzerland, 2006
- 14 Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. New York: Columbia University Press, 1987
- 15 Posada D, Crandall KA. Modeltest: Testing the model of DNA substitution. Bioinformatics, 1998, 14(9): 817—818

- 16 Kumar S, Tamura K, Nei M. MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics*, 2004, 5: 150—163
- 17 Tamura K, Nei M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology Evolution*, 1993, 10: 512—526
- 18 Saitou N, Nei M. The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology Evolution*, 1987, 4: 406—425
- 19 Forster P, Torroni A, Renfrew C, et al. Phylogenetic star contraction applied to Asian and Papuan mtDNA evolution. *Molecular Biology Evolution*, 2001, 18(10): 1864—1881
- 20 Excoffier L, Smouse PE, Quattro J M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 1992, 131: 406—425
- 21 Weir BS, Cockerham CC. Estimating F -statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 1984, 38: 1358—1370
- 22 Raymond M, Rousset F. An exact test for population differentiation. *Evolution*, 1995, 49: 1280—1283
- 23 Tajima F. Statistical-method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 1989, 123: 585—595
- 24 Fu YX. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 1997, 147: 915—925
- 25 Rogers A R, Harpending H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology Evolution*, 1992, 9: 552—569
- 26 Schneider S, Excoffier L. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: Application to human mitochondrial DNA. *Genetics*, 1999, 152: 1079—1089
- 27 Liu JX, Gao TX, Yokogawa K, et al. Differential population structuring and demographic history of two closely related fish species: Japanese sea bass (*Latolabrax japonicus*) and spotted sea bass (*Lateolabrax maculatus*) in Northwestern Pacific. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, 39: 799—811
- 28 Arnason E, Palsson S. Mitochondrial cytochrome *b* DNA sequence variation of Atlantic cod, *Gadus morhua*, from Norway. *Molecular Ecology*, 1996, 5: 715—724
- 29 Yu ZN, Kong XY, Guo TH, et al. Mitochondrial DNA sequence variation of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* from the Yellow Sea and East China Sea. *Fisheries Science*, 2005, 71: 299—307
- 30 Santons S, Hrbek T, Farias IP, et al. Population genetic structuring of the king weakfish, *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae), in Atlantic coastal waters of South America: deep genetic divergence without morphological change. *Molecular Ecology*, 2006, 16: 4361—4373
- 31 Grant WS, Bowen BW. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*, 1998, 89: 415—426
- 32 李乃胜, 赵松龄, 瓦西里耶夫. 西北太平洋边缘海地质. 哈尔滨: 黑龙江教育出版社, 2000
- 33 Han ZQ, Gao TX, Yanagimoto T, et al. Genetic population structure of *Nibea albiflora* in the Yellow and East China seas. *Fisheries Science*, 2008, 74: 544—552
- 34 Liu JX, Gao TX, Wu SF, et al. Pleistocene isolation in the marginal ocean basins and limited dispersal in a marine fish, *Liza haematocheila* (Temminck & Schlegel, 1845). *Molecular Ecology*, 2007, 16: 275—288
- 35 Han ZQ, Gao TX, Yanagimoto T, et al. Deep phylogeographic break among *Pennahia argentata* (Sciaenidae, Perciformes) populations in the Northwestern Pacific. *Fisheries Science*, 2008, 74: 770—780
- 36 Slatkin M. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, 1993, 47: 264—279
- 37 赵传姻, 张仁斋, 陆穗芬 等. 中国近海鱼卵与仔鱼. 上海: 上海科学技术出版社, 1983 96—98
- 38 刘家富. 人工育苗条件下的大黄鱼胚胎发育及其仔、稚鱼形态特征与生态习性的研究. *海洋科学*, 1996, (6): 61—64
- 39 Jiang M, Shen X, Wang YL. Species of fish eggs and larvae and distribution in Changjiang estuary and vicinity waters. *Acta Oceanol Sin*, 2006, 28: 171—174
- 40 Pogson G H, Mesa KA, Boutilier R G. Genetic population structure and gene flow in the Atlantic cod *Gadus morhua*; a comparison of allozyme and nuclear RFLP loci. *Genetics*, 1995, 139: 375—385
- 41 Wirth T, Bernatchez L. Genetic evidence against panmixia in the European eel. *Nature*, 2001, 409: 1037—1040