

基于线粒体控制区序列的南海圆舵鲷种群遗传结构分析

李敏, 李玉芳, 张鹏, 陈作志

(中国水产科学研究院南海水产研究所, 农业部南海渔业资源开发利用重点实验室, 农业部南海渔业资源环境科学观测实验站, 广东广州510300)

摘要: 利用线粒体控制区(D-loop)高变区序列作为遗传标记, 分析了中国南海5°N~21°N之间7个圆舵鲷(*Auxis rochei*)地理群体的遗传结构特征。201尾样本的D-loop区序列共检测到185种单倍型。各个采样点均呈现出很高的单倍型多样性(0.958 2~1.000 0)和较高的核苷酸多样性(0.034 327~0.041 235)的特征。单倍型邻接关系树未呈现与地理群体对应的谱系结构。分子方差分析和成对遗传分化系数(F_{ST})显示南海海域圆舵鲷的遗传变异主要来自群体内(98.33%), 群体间基因交流频繁, 是一个随机交配群。核苷酸不配对分布和中性检验表明南海圆舵鲷在更新世晚期曾经历过种群的快速扩张。结果表明, 南海圆舵鲷具有丰富的遗传多样性水平, 遗传分化不显著, 在渔业上可以作为一个单元来管理。

关键词: 圆舵鲷; 种群; 遗传结构; 遗传多样性; 线粒体控制区; 南海

中图分类号: S 917.4; Q 178 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0780-(2016)04-0088-08

Analysis of population genetic structure of bullet tuna (*Auxis rochei*) in the South China Sea based on mitochondrial control region sequences

LI Min, LI Yufang, ZHANG Peng, CHEN Zuozhi

(Key Lab. of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture; Scientific Observing and Experimental Station of South China Sea Fishery Resources & Environments, Ministry of Agriculture; South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China)

Abstract: Based on hypervariable region of mitochondrial control region (D-loop) sequences, we examined the population genetic structure of the bullet tuna (*Auxis rochei*) collected from seven locations between 5°N to 21°N in the South China Sea. A total of 185 haplotypes were defined from 201 individuals of fishes. The genetic diversity analysis shows that the samples of *A. rochei* from the seven locations in the South China Sea possessed quite high haplotype diversity (0.958 2 ~ 1.000 0) and high nucleotide diversity (0.034 327 ~ 0.041 235). The neighbor-joining tree for D-loop haplotypes reveals no significant genealogical clades of the fish samples corresponding to the sampling locations. Analyses of molecular variance and pairwise F_{ST} suggest most of the genetic variation (98.33%) was attributed to variability within populations. A high rate of gene flow between different populations implies a panmixia for *A. rochei* in the South China Sea. Both mismatch distribution analysis and neutrality tests indicate a late Pleistocene expansion in *A. rochei*. The results demonstrate that *A. rochei* in the South China Sea belong to the same population with high genetic diversity. Thus, a single-stock management regime can be supported in fishery management.

Key words: *Auxis rochei*; population; genetic structure; genetic diversity; mitochondrial control region (D-loop); the South China Sea

收稿日期: 2016-04-13; 修回日期: 2016-05-13

资助项目: 农业部财政重大专项(NFZX2013); 国家科技支撑计划项目(2013BAD13B06); 广东省自然科学基金项目(2014A030310177); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(2014C01XK01)

作者简介: 李敏(1984-), 男, 博士, 副研究员, 从事分子生态和动物保护研究。E-mail: limin@scsfri.ac.cn

通信作者: 陈作志(1978-), 男, 博士, 副研究员, 从事渔业资源和海洋生态研究。E-mail: zzchen2000@163.com

种群遗传结构是指种群内部等位基因频率的异质性^[1]。种群遗传结构研究的目的在于探明物种在特定栖息范围内的种群数量，以及各个种群的遗传特征及他们之间的差异和联系。在渔业管理中，需要根据种群的划分来分配不同的捕捞压力^[1-2]，防止过度捕捞的发生和种群适应力的下降或衰退^[3]。

圆舵鲷(*Auxis rochei*)属鲈形目、鲭科，广泛分布于大西洋、印度洋和西太平洋的浅海海域^[4-5]，是一种中上层洄游的小型金枪鱼类，具有重要的经济价值。FAO 数据显示，以舵鲷类为代表的小型金枪鱼类资源的全球捕捞量逐年攀升^[6]。近年来的灯光罩网探捕^[7-8]也发现南海蕴藏有丰富的圆舵鲷资源，其中2012年9月~10月在南海中南部海域的探捕调查显示圆舵鲷为重要渔获^[9]。而目前关于南海圆舵鲷的研究较少，仅见于生长发育^[10]、资源生物学^[11-12]和营养分析^[13]等方面，未见种群遗传相关的报道。线粒体控制区(D-loop)为非编码区，进化速率快，多态性高，是探讨种内遗传分化较为理想的分子标记，应用广泛。该研究利用 D-loop 序列作为遗传标记，分析了南海圆舵鲷的种群遗传结构和遗传多样性，旨在为资源的合理开发和可持续利用提供参考。

1 材料与方法

1.1 样本采集

圆舵鲷个体样本通过灯光罩网渔船采集，经形态学鉴定和生物学测量后冰冻带回实验室，剪取背部肌肉置于-20℃保存。采样点位置示意图见图1，样本采集时间、位点经纬度及样本量见表1。

1.2 实验方法

1.2.1 基因组 DNA 提取与检测

从每个样品中剪取30 mg左右肌肉置于1.5 mL离心管内，使用快速组织细胞破碎仪(BulletBlender STORM，美国)研磨后，用海洋动物基因组DNA抽提试剂盒(北京天根)提取基因组DNA。取5 μL DNA样品用1% TBE 琼脂糖凝胶进行电泳，检测其基因组DNA完整性和纯度。剩余样品置于-20℃冰箱内保存备用。

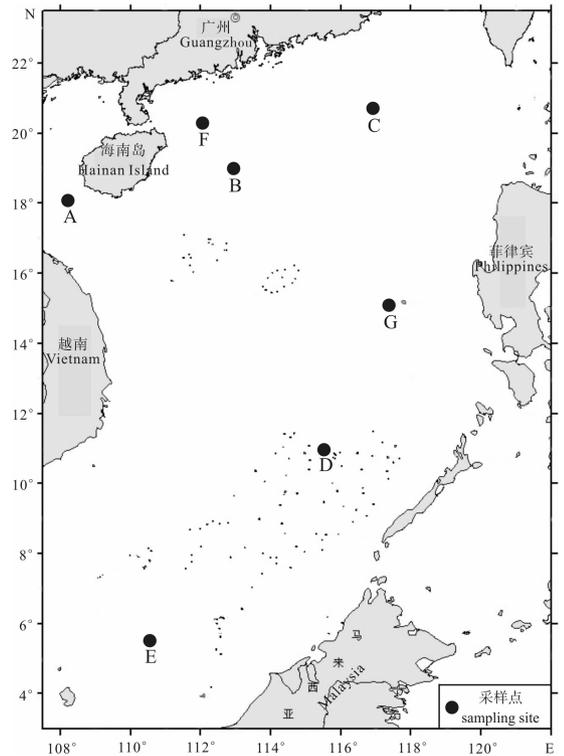


图1 圆舵鲷采样点示意图

南海九段线参见彩色宣传页的调查区域图

Fig. 1 Map of sampling sites for *A. rochei* in the South China Sea
For information about the nine-dash line of the South China Sea, see the survey area map on the colored leaflet

表1 南海圆舵鲷样本信息及 D-loop 区遗传多样性参数

Tab. 1 Specimen information of *A. rochei* and genetic diversity parameters based on D-loop sequences

采样点 sampling site	采样时间 sampling date	经度/纬度 longitude/latitude	样本量(N) number of samples	单倍型数量(H) number of haplotypes	多态性位点数(S) number of polymorphic sites	单倍型多样性 ($h \pm SD$) haplotype diversity	核苷酸多样性 ($\pi \pm SD$) nucleotide diversity
A	2014-11-22	108°03'E / 18°12'N	30	30	103	1.000 0 ± 0.008 6	0.034 966 ± 0.017 627
B	2015-03-17	112°58'E / 18°29'N	42	34	130	0.958 2 ± 0.025 3	0.037 692 ± 0.018 765
C	2015-04-22	116°53'E / 20°28'N	36	36	125	1.000 0 ± 0.006 5	0.035 815 ± 0.017 933
D	2013-03-27	115°32'E / 11°01'N	38	35	116	0.994 3 ± 0.008 2	0.037 030 ± 0.018 494
E	2013-03-20	110°31'E / 5°34'N	32	32	103	1.000 0 ± 0.007 8	0.034 327 ± 0.017 276
F	2014-11-28	112°03'E / 20°14'N	10	9	31	0.977 8 ± 0.054 0	0.034 347 ± 0.018 732
G	2013-04-05	117°28'E / 15°04'N	13	13	83	1.000 0 ± 0.030 2	0.041 235 ± 0.021 749
总计 total	-	-	201	185	202	0.997 2 ± 0.001 5	0.036 807 ± 0.017 981

1.2.2 PCR 扩增与测序 PCR 反应体积为 50 μL ，其中 Taq PCR Master Mix (上海生工) 25 μL ，包括 Taq DNA 聚合酶、dNTP、PCR Buffer、PCR stabilizers、gel loading 和核酸染液；模板 DNA 1 μL ，正反向引物 (Ath-Dloop-F 与 Ath-Dloop-R^[14]) 各 1 μL (浓度为 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)，加灭菌超纯水至总体积 50 μL 。PCR 反应在热循环仪 (Eppendorf, 德国产) 上进行，反应程序为 94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 3 min，之后进行 30 个循环，每个循环包括 94 $^{\circ}\text{C}$ 变性 30 s、56 $^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s、72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 1 min，最后 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 5 min。扩增产物经电泳检验后，选取单一条带产物进行序列测定，测序引物与扩增引物相同。

1.3 数据处理

1.3.1 序列编辑及进化模型确定 将测序获得的序列经 BioEdit 3.3^[15] 编排后，用 MEGA 6.0^[16] 中 ClustalW 进行比对 (alignment)，多重排列的参数设置为程序默认值。核苷酸替代的最适模型通过软件 Modeltest 3.7^[17] 来选择。基于 AIC (Akaike Information Criterion) 标准从 56 种核苷酸替代模型中选出最适模型及相关参数，用于后续系统发生关系重建和种群遗传结构分析。

1.3.2 遗传多样性 利用 Dnasp 5.0^[18] 和 Arlequin 3.5^[19] 软件计算各个采样点 (地理群体) 样品的遗传多样性指数，包括单倍型数目 (H)、多态位点数目 (S)、单倍型多样性 (h) 和核苷酸多样性 (π) 等。

1.3.3 种群遗传结构 在 Arlequin 3.5 中采用分子方差分析 (analysis of molecular variances, AMOVA)^[20] 来评价种群遗传变异水平与地理格局的相关性；进化模型选择 1.3.1 中确定的具有非变异位点 (invariable sites) 和 Gamma 参数 (Gamma shape parameter) 的 TrN 模型^[21] (TrN + I + G 模型)，显著性用 10 000 次重复抽样来检验。通过计算两两群体间的分化固定指数 F_{ST} 来检验群体间遗传距离的大小，利用 Dnasp 5.0 计算群体间的基因流。若群体间遗传分化不显著，则进行种群分化测试 (exact test of population differentiation)。此测试基于随机交配群的单倍型分布频率的观测值低于期望值这个预定假设。若检测结果不显著，则接受群体间为随机交配群的假说。种群分化测试在 Arlequin 3.5 中计算，显著性通过 10 000 次重复抽样来检验。鉴于采样点 F 和 G 的样本量比较小，为避免样本量不对等带来的误差，这 2 个群体不参与种群

遗传结构和历史动态的分析。

1.3.4 系统发生关系 利用 Dnasp 5.0 生成所有样本的 D-loop 区序列单倍型，将扁舵鲈 (*A. thazard*) D-loop 区同源序列作为系统分析的外类群，基于邻接法 (neighbor-joining, NJ) 在 MEGA 6.0 中构建样本单倍型的系统发育树。进化模型同样选择 1.3.1 中确定的 TrN + I + G 模型，系统树各分支的可靠性采用 1 000 次重复抽样评估。

1.3.5 种群历史动态 在 Arlequin 3.5 中使用核苷酸不配对分布分析 (mismatch distribution)^[22-23] 和中性检验 (neutrality tests) 来检测南海圆舵鲈的种群历史动态，以检验种群历史上是否存在扩张事件。核苷酸不配对分布分析中，选取突然扩张模型 (sudden expansion model) 基于最小方差法来检验观测值和种群扩张模型下的期望分布之间是否一致。模型的有效性由粗糙指数^[24] (Harpending's raggedness index, HRI) 进行评估，HRI 的统计检验由 10 000 次重复抽样获得。另外由于核苷酸不配对分布可能具有保守性^[25]，采用两种广泛使用的中性检验：Tajima's D 检验^[26] 和 Fu's F_s 检验^[27] 来检测种群是否严格遵循中性理论。

如检测到种群扩张事件，则依据公式 $t = \tau/2u$ ^[28] 计算扩张开始到现在经历的代数。其中 τ 为根据核苷酸不配对分布计算获得的扩张时间参数， t 指自扩张以来所经历的代数， u 为序列的突变速率，可通过公式 $u = 2\mu k$ 计算得到，其中 k 代表序列长度， μ 代表每个核苷酸位点的突变速率，采用相关研究中普遍采用的每百万年 3%~10% 的数值^[29]。实际扩张时间 $T = t \times$ 代时，圆舵鲈代时以 2.6 年^[5] 为计。

2 结果

2.1 序列特征

共获得南海圆舵鲈 7 个地理群体共 201 尾样本的线粒体 D-loop 区序列，截取 5' 端高变区 644 bp 序列进行分析，未发现插入与缺失碱基。碱基平均组成比例为 A = 31.9%、T = 31.5%、C = 20.8% 和 G = 15.8%，A + T 含量 (63.4%) 明显高于 C + G 含量 (36.6%)。

2.2 单倍型分布及遗传多样性

样本整体共包含 202 个多态性位点，核苷酸多样性指数为 0.036 807 (SD = 0.017 981)。201 条序列一共检测到 185 个单倍型，单倍型多样性指数为

0.997 2 (SD = 0.001 5)。绝大多数单倍型 (180 个) 只属于一个个体, 仅有 5 个单倍型被不同的个体共享 (2 ~ 10 个)。除位点 E 的个体外, 其余各地理群体均互有共享单倍型。南海圆舵鲷遗传多样性参数如表 1 所示, 各个地理群体均呈现出非常高的单倍型多样性 (0.958 2 ~ 1.000 0) 和较高的核苷酸多样性 (0.034 327 ~ 0.041 235)。

2.3 种群遗传结构

南海圆舵鲷地理群体 D-loop 序列的 AMOVA 结果 (表 2) 显示, 群体间的遗传变异仅占有遗传变异的极少部分, 绝大部分的遗传变异 (98.33%) 来

源于群体内部。样本总体分化系数为 0.016 74, 基因流为 14.68, 表明群体间基因交流频繁, 不存在明显的遗传分化。两两地理群体间遗传分化系数 F_{ST} 及显著性见表 3, F_{ST} 除了群体 B 与其他群体之间为显著 (但数值较小) 之外, 其余两两群体间的 F_{ST} 均为很小的值甚至是负值, 且统计检验不显著。随机交配假设检验的显著性 (表 4) 显示大部分群体间符合单倍型随机分布的假设, 虽然 B 群体偏离假设, 但整体样本的检测结果 ($P = 1.00$) 表明南海圆舵鲷符合随机交配群的假设, 与 AMOVA 结果一致。

表 2 圆舵鲷 5 个地理群体 D-loop 区遗传变异的分子方差分析

Tab. 2 Analysis of molecular variance for five populations of *A. rochei* based on D-loop sequences

变异来源 source of variation	自由度 degree of freedom	变异百分比 percentage of variation	分化系数 F_{ST} statistics	P 值 P value
群体间 among populations	4	1.67	$F_{ST} = 0.016 74$	0.000 50
群体内 within populations	173	98.33		
所有样本 total	177			

表 3 圆舵鲷两两地理群体间 D-loop 区的遗传分化系数 (对角线下方) 及显著性水平 (对角线上方)

Tab. 3 Pairwise F_{ST} (below diagonal) and P values (above diagonal) among geographic populations of *A. rochei* based on D-loop sequences

	A	B	C	D	E
A		0.004 36	0.056 23	0.327 59	0.429 86
B	0.036 45		0.001 09	0.002 48	0.005 35
C	0.015 65	0.033 77		0.847 24	0.336 11
D	0.002 12	0.034 59	-0.007 26		0.645 38
E	-0.000 13	0.033 57	0.001 82	-0.003 69	

表 4 圆舵鲷两两地理群体间随机交配假设检验的显著性水平

Tab. 4 P values of exact test of sample differentiation of *A. rochei* based on D-loop haplotype frequencies

	A	B	C	D
B	0.000 01			
C	1.000 00	0.000 01		
D	0.128 85	0.000 01	0.128 70	
E	1.000 00	0.001 60	1.000 00	0.112 95

2.4 系统发生关系

利用 D-loop 序列单倍型基于邻接法 (NJ) 构建的南海圆舵鲷的系统发育树见图 2。每个采样点的

单倍型均广泛分散于系统树的各个分支, 系统树的拓扑结构很浅并且大部分分支的支持率 (自展值) 均不高, 未形成分化显著的支系结构。

表 5 圆舵鲹 D-loop 区序列核苷酸不配对分布分析的参数估计值

Tab. 5 Mismatch distribution parameter estimates for *A. rochei* based on D-loop sequence

	核苷酸不配对分布 mismatch distribution			吻合度检验 goodness-of-fit test			
	扩张时间 τ	初始值 θ_0	最终值 θ_1	平方和 SSD	显著性 P	粗糙指数 HRI	显著性 P
A	21.7	0.003 52	248.325 00	0.001 82	0.817 20	0.003 80	0.926 20
B	19.8	3.636 91	152.992 97	0.004 68	0.202 30	0.011 64	0.016 80
C	21.3	0.047 46	387.304 30	0.001 53	0.713 70	0.004 09	0.710 80
D	22.7	0.007 03	189.716 41	0.001 71	0.740 30	0.004 31	0.653 60
E	19.9	0.451 76	703.750 00	0.001 40	0.818 30	0.004 54	0.735 10
总计 total	21.8	0.029 88	219.521 48	0.000 37	0.680 50	0.001 35	0.831 20

表 6 圆舵鲹 D-loop 区序列的 Tajima's D 和 Fu's F_s 统计值及显著性水平

Tab. 6 Tajima's D , Fu's F_s statistics, corresponding P values for *A. rochei* based on D-loop sequences

	Tajima's D		Fu's F_s	
	D	P	F_s	P
A	-0.858 93	0.208 60	-15.264 13	0.000 40
B	-1.044 75	0.145 60	-7.948 97	0.022 00
C	-1.170 23	0.113 00	-20.597 32	0.000 01
D	-0.851 71	0.203 60	-13.510 01	0.000 80
E	-0.840 11	0.209 60	-17.268 99	0.000 01
总计 total	-1.215 72	0.089 00	-23.701 30	0.003 60

酸多样性 ($\pi = 0.036 8$)，与同样基于 D-loop 序列分析的南海其他鱼类相比较，遗传多样性水平与扁舵鲹 ($h = 0.999 5$; $\pi = 0.019 1$)^[14]、短尾大眼鲷 (*Priacanthus macracanthus*) ($h = 0.990 3$; $\pi = 0.094 2$)^[30] 和红鳍笛鲷 (*Lutjanus erythropterus*) ($h = 0.997 0$; $\pi = 0.030 0$)^[31] 相当，明显高于黄斑胡椒鲷 (*Plecto-rhynchus flavomaculatus*) ($h = 0.665 5$; $\pi = 0.005 4$)^[32]。南海海域圆舵鲹丰富的遗传多样性可能与其繁殖较快、资源量和有效群体较大并且受到的捕捞压力较小有关。其种质资源良好，体现出较强的环境适应能力和进化潜力^[33]。

南海圆舵鲹中性检验的 Tajima's D 值虽不显著，但对种群扩张非常敏感的 Fu's F_s 检验产生了绝对值较大的负的 F_s 值，且所有群体和整体的 F_s 值在统计意义上均为显著或极显著水平，表明其显著偏离稳定种群模型。核苷酸不配对分布的单峰形曲线同样表明南海圆舵鲹历史上曾经历过种群的快

速扩张，时间约发生在 22 万 ~ 73 万年前(更新世晚期)。第四纪晚期，西太平洋的边缘海受冰期—间冰期交替气候的影响^[34]，海平面反复升降^[35]，在更新世冰期，南海海平面下降变成一个封闭的内陆海^[36]，圆舵鲹栖息地缩小。随后的间冰期海平面上升，圆舵鲹可能在较大的范围发生重新殖化，种群得以迅速扩张。

种群是渔业资源开发和管理的的基本单位。鱼类种群遗传结构的研究有助于种群的判定和合理规划渔业管理单元，指导可持续发展的渔业资源开发。南海圆舵鲹样本单倍型的系统发生关系分析显示不存在显著遗传分化的支系，地理群体的 AMOVA 也未发现明显的种群遗传结构。整体样本 F_{ST} 仅为 0.016 74，依据 FREELAND^[37] 和 WRIGHT^[38-39]，遗传分化系数 $F_{ST} < 0.05$ 表明群体间无遗传分化；基因流 > 4 ，群体就是一个随机的单位。该研究中南海圆舵鲹 F_{ST} 为 0.016 74，个体间基因流高达 14.68，表明群体间基因流动相当强烈，是一个随机交配的单一种群 (unit population)。

在缺乏阻碍扩散因素的海洋环境中，许多生物的浮游性卵、幼体和成体可以借助洋流扩散，使群体间产生频繁的基因交流，从而导致海洋生物在较大的地理尺度内呈现很低的遗传分化^[40-42]。圆舵鲹是一种洄游性很强的中上层鱼类，成体的移动范围很大。产卵场遍布南海北部^[12,43]，中沙、西沙和南沙等岛礁浅海水域^[44-45]，卵和仔稚鱼可随季风主导的海洋环流、水平环流、沿岸流^[46-47] 及部分区域的上升流等海流而扩散，从而形成基因交流和遗传均质化。依据 LAIKRE 等^[1]，这种非分化种

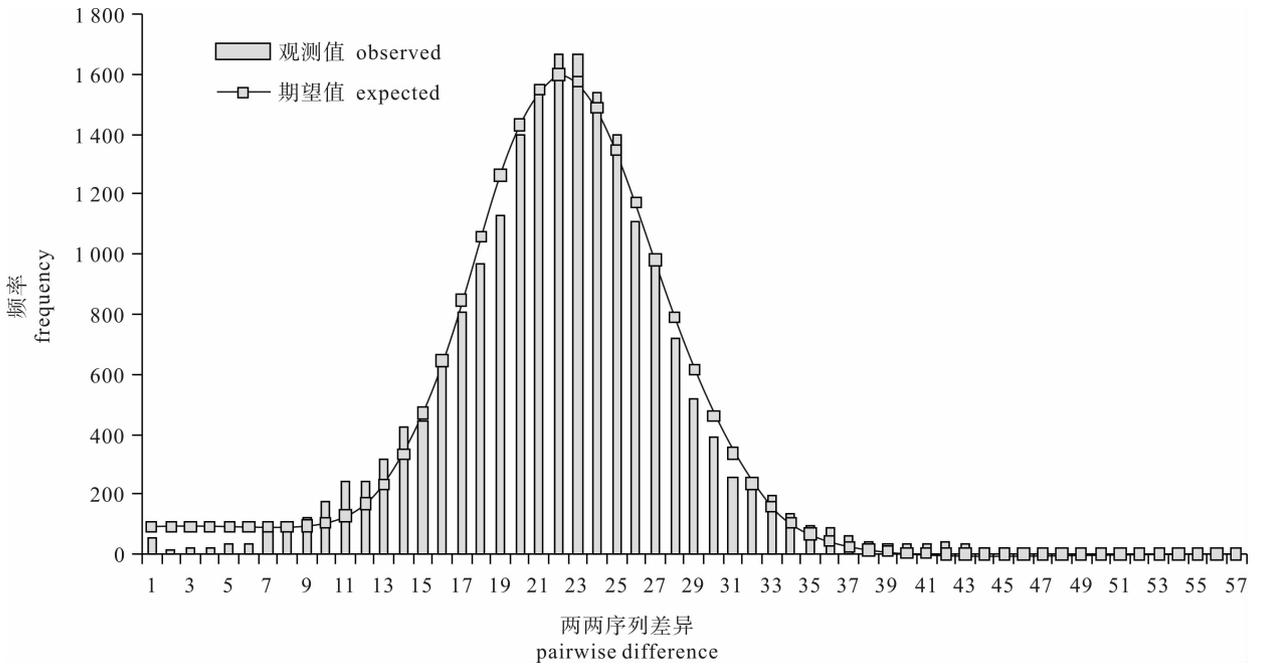


图3 圆舵鲹 D-loop 区序列单倍型核苷酸不配对分布曲线

Fig. 3 Mismatch distribution of D-loop haplotypes for *A. rochei*

群 (no differentiation), 在渔业开发和管理上可视为一个管理单元 (management units, MUs)。然而, 南海海域仅仅是圆舵鲹的部分分布区, 其很可能与相邻海域分布的个体同属一个种群。今后需要通过扩大研究范围, 结合更多的标记如 SSR、SNP 等分析技术全面评估圆舵鲹的种群遗传结构, 为渔业管理措施的制定提供支撑。

参考文献:

- [1] LAIKRE L, PALM S, RYMAN N. Genetic population structure of fishes: implications for coastal zone management [J]. *Ambio*, 2005, 34(2): 111-119.
- [2] MCHICH R, CHAROUKI N, AUGER P, et al. Optimal spatial distribution of the fishing effort in a multi fishing zone model [J]. *Ecol Model*, 2006, 197(3/4): 274-280.
- [3] LOESCHCKE V, TOMIUK J, JIAN S K, et al. Conservation genetics [M]. Basel: Birkhauser Verlag, 1994: 37-53.
- [4] COLLETTE B B, NAUEN C E. FAO species catalogue, vol. 2. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos, and related species known to date [M]. FAO Fisheries Synopsis, 1983, 125: 1-137.
- [5] FROESE R, PAULY D. FishBase [DB/OL]. [2016-01-25]. <http://www.fishbase.se/summary/Auxis-rochei.html>.
- [6] FAO. Global production statistics 1950-2014, frigate and bullet tunas [R]. Rome: FAO, 2015.
- [7] 晏磊, 张鹏, 杨吝, 等. 2011 年春季南海中南部海域灯光罩网渔业渔获组成的初步分析 [J]. *南方水产科学*, 2014, 10(3): 97-103.
- [8] 张鹏, 曾晓光, 杨吝, 等. 南海区大型灯光罩网渔场渔期和渔获组成分析 [J]. *南方水产科学*, 2013, 9(3): 74-79.
- [9] 张鹏, 张俊, 李渊, 等. 秋季南海中南部海域的一次灯光罩网探捕调查 [J]. *南方水产科学*, 2016, 12(2): 67-74.
- [10] 张仁斋. 圆舵鲹仔、稚鱼的形态特征和产卵期 [J]. *海洋水产研究*, 1984, 7(6): 79-84.
- [11] 张玉玲. 圆舵鲹的生物学和渔业 [J]. *动物学杂志*, 1999, 34(3): 44-47.
- [12] 江素菲, 王德明. 闽南-台湾浅滩渔场金枪鱼类仔鱼的分布和产卵期 [J]. *厦门大学学报 (自然科学版)*, 1986, 25(4): 476-483.
- [13] 童铃, 金毅, 徐坤华, 等. 3 种鲹鱼背部肌肉的营养成分分析及评价 [J]. *南方水产科学*, 2014, 10(5): 51-59.
- [14] 李敏, 张鹏, 李玉芳, 等. 南海扁舵鲹种群遗传结构和遗传多样性评价 [J]. *南方水产科学*, 2015, 11(5): 82-89.
- [15] HALL T A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT [J]. *Nucl Acids Symp*, 1999, 41: 95-98.
- [16] TAMURA K, STECHER G, PETERSON D, et al. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis Version 6.0 [J]. *Mol Biol Evol*, 2013, 30(12): 2725-2729.
- [17] POSADA D, CRANDALL K A. MODELTEST: testing the model of DNA substitution [J]. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 1998, 14(9): 817-818.
- [18] LIBRADO P, ROZAS J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data [J]. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 2009, 25(11): 1451-1452.

- [19] EXCOFFIER L, LISCHER H E. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows[J]. *Mol Ecol Resour*, 2010, 10(3): 564-567.
- [20] 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 data [J]. *Genetics*, 1992, 131(2): 479-491.
- [21] TAMURA K, NEI M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees[J]. *Mol Biol Evol*, 1993, 10(3): 512 - 526.
- [22] EXCOFFIER L. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model[J]. *Mol Ecol*, 2004, 13(4): 853-864.
- [23] RAY N, CURRAT M, EXCOFFIER L. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations [J]. *Mol Biol Evol*, 2003, 20(1): 76-86.
- [24] HARPENDING H C. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution[J]. *Hum Biol*, 1994, 66(4): 591-600.
- [25] RAMOS-ONSINS S E, ROZAS J. Statistical properties of new neutrality tests against population growth [J]. *Mol Biol Evol*, 2002, 19(12): 2092-2100.
- [26] TAJIMA F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism[J]. *Genetics*, 1989, 123(3): 585-595.
- [27] FU Y X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection[J]. *Genetics*, 1997, 147(2): 915-925.
- [28] ROGERS A R, HARPENDING H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences [J]. *Mol Biol Evol*, 1992, 9(3): 552-569.
- [29] LEE W J, CONROY J, HOWELL W H, et al. Structure and evolution of teleost mitochondrial control regions[J]. *J Mol Evol*, 1995, 41(1): 54-66.
- [30] 熊丹, 李敏, 陈作志, 等. 南海短尾大眼鲷的种群遗传结构分析[J]. *南方水产科学*, 2015, 11(2): 27-34.
- [31] ZHANG J B, CAI Z P, HUANG L G. Population genetic structure of crimson snapper *Lutjanus erythropterus* in East Asia, revealed by analysis of the mitochondrial control region[J]. *ICES J Mar Sci*, 2006, 63(4): 693-704.
- [32] HAN Z Q, LI Y Z, CHEN G B, et al. Population genetic structure of coral reef species *Plectorhinchus flavomaculatus* in South China Sea [J]. *Afr J Biotechnol*, 2008, 7(11): 1774-1781.
- [33] FRANKHAM R, BALLOU J D, BRISCOE D A. Introduction to conservation genetics [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2002: 78-104.
- [34] WANG P. Response of western Pacific marginal seas to glacial cycles: paleoceanographic and sedimentological features [J]. *Mar Geol*, 1999, 156(1): 5-39.
- [35] IMBRIE J, BOYLE E A, CLEMENS S C, et al. On the structure and origin of major glaciation cycles, 1. Linear responses to Milankovitch forcing [J]. *Paleoceanography*, 1992, 7(6): 701-738.
- [36] WANG P. Response of western Pacific marginal seas to glacial cycles: paleoceanographic and sedimentological features [J]. *Mar Geol*, 1999, 156(1): 5-39.
- [37] FREELAND J R. Molecular ecology [M]. Chichester: John Wiley & Sons Ltd., 2005: 112-116.
- [38] WRIGHT S. The genetical structure of populations[J]. *Annals of Eugenics*, 1951, 15(4): 323-354.
- [39] WRIGHT S. Evolution and the genetics of population: variability within and among Natural Population [M]. Chicago: University of Chicago Press, 1978: 79-103
- [40] GRANT W S, BOWEN B W. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation [J]. *J Hered*, 1998, 89(5): 415-426.
- [41] HEWITT G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages[J]. *Nature*, 2000, 405(6789): 907-913.
- [42] PALUMBI S R. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1994, 25: 547-572.
- [43] 陈真然, 魏淑珍. 南海东北部海域夏季浮性鱼卵和仔稚鱼的种类组成及其分布特征 [C] // 南海海洋生物研究论文集 (一). 北京: 海洋出版社, 1983: 192-198.
- [44] 张仁斋. 西沙群岛附近海区金枪鱼类仔稚鱼的调查报告 [J]. *水产学报*, 1981, 5(4): 301-315.
- [45] 陈真然, 魏淑珍. 南海中部海域金枪鱼类仔稚鱼的分布 [J]. *水产学报*, 1981, 4(1): 41-47.
- [46] 苏纪兰. 南海环流动力机制研究综述 [J]. *海洋学报(中文版)*, 2005, 27(6): 1-8.
- [47] 苏纪兰. 中国近海水文 [M]. 北京: 海洋出版社, 2005: 1-367.