

文章编号: 1004 - 7271(2008)05 - 0513 - 07

## 长江及其南部邻近水域刀鲚的 种群遗传结构及种群历史

杨金权<sup>1</sup>, 胡雪莲<sup>1,2</sup>, 唐文乔<sup>1</sup>

(1. 上海海洋大学省部共建种质资源发掘与利用教育部重点实验室, 上海 200090;  
2. 上海市质量监督检验技术研究院, 上海 200233)

**摘要:** 经克隆测序获得的采自长江附属湖泊鄱阳湖、太湖、长江口九段沙、钱塘江口、舟山等 5 个地点 55 尾刀鲚的 mtDNA 控制区全序列, 分析了这些种群的遗传结构及其演化历史。种群遗传结构分析显示, 刀鲚种群具有丰富的遗传多样性 ( $h = 0.9993$ ,  $\pi = 0.0420$ ), 表明刀鲚具有较高的环境适应能力和进化潜力。5 个群体间的种群分化指数  $F_{st}$  和基因交流值  $N_m$  分别为 0.013~0.426 和 0.67~40.14, 协同各群体间的 K 2-P 遗传距离与 AMOVA 分析结果均表明, 长江及其南部邻近水域的刀鲚没有发生明显的地理分化。以线粒体控制区全序列构建的 NJ 树揭示, 5 个群体的个体组成了 2 个谱系, 但这 2 个谱系与地理分布并不相关。中性检验和网络亲缘关系分析皆表明, 刀鲚群体有过种群的扩张历史, 扩张时间约在更新世末期的 0.17~0.13 百万年前, 受到更新世末期海平面升降的影响。

**关键词:** 刀鲚; 线粒体控制区; 种群遗传结构; 长江邻近水域

中图分类号: S 917 文献标识码: A

## Genetic structure and population history of *Coilia nasus* in Yangtze River and its south adjacent waters

YANG Jin-quan<sup>1</sup>, HU Xue-lian<sup>1,2</sup>, TANG Wen-qiao<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources, Shanghai  
Ocean University, Ministry of Education, Shanghai 200090, China;

2. Shanghai Institute of Quality Inspection and Technical Research, Shanghai 200233, China)

**Abstract:** To estimate the genetic structure and demographic history of *Coilia nasus*, 55 individuals were sampled from 5 localities, which included Poyang Lake (PY), Taihu Lake (TH) and Jiuduansha area (JJ) in Yangtze River system, Qiantangjiang River estuary (QT) and Zhoushan (ZS). Mitochondrial DNA variation was analyzed using DNA sequence data from the complete control region. Genetic structure analysis showed a high level genetic diversity of *C. nasus* ( $h = 0.9983$ ,  $\pi = 0.0420$ ), which indicated that *C. nasus* had high evolutionary potential. High level of  $N_m$  values (0.67 - 40.14) and low  $F_{st}$  values (0.013 - 0.426), average K 2-P distances, as well as AMOVA analysis all revealed that the *C. nasus* had no obviously geographical differentiation. However, the phylogenetic tree estimated by Neighbor-Joining (NJ)

收稿日期: 2008-01-09

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30771650); 上海市教委优青专项基金; 上海市重点学科建设项目 (Y1101)

作者简介: 杨金权 (1976 -), 男, 陕西洛南人, 博士, 讲师, 主要从事鱼类分子进化和分子生态学方面的研究。E-mail: jqyang@shou.edu.cn

通讯作者: 唐文乔, E-mail: wqtang@shou.edu.cn

methods indicated that the individuals of *C. nasus* formed two monophyletic lineages, and the two lineages without correlation with geographical populations. Both neutrality tests and network analysis suggested a late Pleistocene population expansion for *C. nasus* (0.17 – 0.13 million years ago), and climatic oscillations during the Pleistocene ice ages produced great changes in this species' geographical distribution and abundance.

**Key words:** *Coilia nasus*; mtDNA control region; genetic structure; Yangtze River and adjacent waters

刀鲚 (*Coilia nasus* Temminck et Schlegel, 1846) 俗称刀鱼, 隶属于鲱形目 (Clupeiformes)、鲱科 (Engraulidae)、鲱属, 分布于西北太平洋的东海、黄海和渤海等水域, 我国福建以北的通海河流也有分布。刀鲚曾是长江口沿海最大众化的食用鱼类, 但由于种种因素, 其资源日益衰退<sup>[1-3]</sup>, 目前已成为长江口最名贵的水产品之一。因此, 了解该物种的遗传结构, 并制订针对性的保护措施已日益迫切。以往对刀鲚的研究主要集中在分类、生物学特征、资源状况等方面<sup>[1-5]</sup>, 而对刀鲚不同地理群体的遗传结构和进化关系研究较少, 仅马春艳等<sup>[6]</sup>利用 RAPD 方法对长江口的刀鲚遗传多样性进行过初步探讨。线粒体控制区序列 (mitochondrial DNA control region) 已被证明是一个有效的分子标记, 由于进化速率快, 被较多地应用于近缘物种、快速形成的物种间的系统进化以及种群遗传结构等方面的研究<sup>[7-11]</sup>, 之前我们已利用 mtDNA 控制区全序列证实了长江的短颌鲚和湖鲚与刀鲚是同一个物种<sup>[11]</sup>。本研究旨在进一步利用 mtDNA 控制区全序列分析长江及其南部邻近水域刀鲚的群体遗传结构和种群历史, 为该物种的资源保护提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 样本采集

研究所用标本于 2005 年 10 月至 2006 年 8 月分别采自上海九段沙 (简称为 JJ, 下同)、江苏太湖 (TH)、江西鄱阳湖 (PY)、浙江慈溪的钱塘江口 (QT)、浙江舟山 (ZS)。标本均直接购自水上作业的渔船, 每种标本每一采集地的采集量均在 30 尾以上, 标本用 95% 酒精或 10% 的福尔马林液固定后带回实验室鉴定。实验材料取自 95% 酒精固定的全鱼或肌肉, 取过样的标本保存在上海海洋大学鱼类标本室。分析所用样本的采集地点、样本数等信息见表 1。

表 1 5 个刀鲚群体的采集地、样本数、单倍型多样性 ( $h$ )、核苷酸多样性 ( $\pi$ )、Tajima's  $D$  和 Fu's  $F_s$  中性检验结果  
Tab. 1 Number of mtDNA control region sample size, number of haplotypes, haplotype diversity ( $h$ ), nucleotide diversity ( $\pi$ ), results of Tajima's  $D$  and Fu's  $F_s$  neutral tests of five *Coilia nasus* populations

采集地	样本数	单倍型数	单倍型多样性 ( $h$ )	核苷酸多样性 ( $\pi$ )	Tajima's $D$	Fu's $F_s$
钱塘江 QT	12	11	0.984 8 ± 0.040 3	0.036 3 ± 0.019 1	-1.254	0.636
舟山 ZS	7	7	1.000 0 ± 0.076 4	0.008 9 ± 0.005 3	-0.940	-1.371
九段沙 JJ	16	16	1.000 0 ± 0.022 1	0.027 5 ± 0.014 1	-1.117	-2.923
太湖 TH	12	12	1.000 0 ± 0.034 0	0.049 1 ± 0.025 7	-0.846	-0.351
鄱阳湖 PY	8	8	1.000 0 ± 0.062 5	0.033 4 ± 0.018 5	-1.345	0.124
总计 total	55	53	0.999 3 ± 0.003 6	0.042 0 ± 0.020 4	-1.730*	-16.051**

注: \* 表示  $0.05 < P < 0.10$ ; \*\* 表示  $P < 0.05$

### 1.2 基因组总 DNA 提取、PCR 扩增及目标 DNA 的纯化

总 DNA 提取采用传统的“酚 - 氯仿”法并略有修改。PCR 反应体系为: 10 × buffer 5  $\mu$ L, 2.5 mmol/L dNTPs 2  $\mu$ L, 引物各 1.0  $\mu$ mol/L, *Taq* 酶 2.0 U, 以及模板 DNA 约 100 ng, 加灭菌双蒸水至 50  $\mu$ L。扩增 mtDNA 控制区序列的引物序列同文献<sup>[11]</sup>。PCR 反应条件为: 95  $^{\circ}$ C 预变性 5 min; 然后进行 95  $^{\circ}$ C 变性 40 s, 55  $^{\circ}$ C 退火 40 s 和 72  $^{\circ}$ C 延伸 1 min, 共 30 个循环; 最后 72  $^{\circ}$ C 延伸 5 min。扩增产物经

琼脂糖凝胶电泳后用上海生工的 UNIQ-10 柱式 DNA 回收试剂盒回收。

### 1.3 目的基因片段的克隆和测序

用购自 Promega 公司的连接试剂盒 (pGEM<sup>®</sup>-T Vector System I) 将经纯化回收的目的基因片段与载体进行连接。将重组子转化至 DH5  $\alpha$  感受态细胞中,涂布于 LB 抗性平板,经 37  $^{\circ}$ C 过夜培养后,挑取明显的白斑菌落进行 PCR 验证,引物仍为控制区序列的扩增引物。对确认含有目的基因片段的重组质粒进行扩大培养,之后每个个体挑选一个克隆送上海生工生物工程公司正反向测序。

### 1.4 数据分析

序列的对位排列 (alignment) 使用 Clustal X 软件<sup>[12]</sup>,并在 SEAVIEW 程序<sup>[13]</sup>中辅以手工校正。遗传变异分析采用 Mega 4.0 软件<sup>[14]</sup>。单倍型间系统发育关系的重建采用邻接法 (Neighbor-Joining, NJ),以凤鲚 (*C. mystus*) 和七丝鲚 (*C. grayii*) mtDNA 控制区序列 (GenBank 序列号分别为 EF419800 和 EF419828) 为外类群,以 Kimura 双参数法 (Kimura 2-parameter) 为替代模型,采用 MEGA 4.0 软件进行分析,系统树分支的置信度采用自引导法 (bootstrap analysis, BP) 重复检测,设置为 1 000 次重复。

以 Arlequin 3.01 软件<sup>[15]</sup> 统计种群核苷酸多样性 (nucleotide diversity,  $\pi$ )、单倍型多样性 (haplotype diversity,  $h$ ) 及其标准差 (SD)。采用分子变异分析方法 (analysis of molecular variance, AMOVA) 以 10 000 次重复随机抽样单倍型重排后进行显著性检验,估计种群遗传结构及不同地理种群遗传变异的分布。群体间分化指数 ( $F_{st}$ ) 和基因交流值 ( $N_m$ ) 利用 DnaSP 4.10 软件<sup>[16]</sup> 分析。以 Arlequin 3.01 软件进行 Tajima's  $D$  和 Fu's  $F_s$  中性检验。以 MINSNET 软件<sup>[17]</sup> 建立网络亲缘关系 (network), 以了解种群的历史。

## 2 结果

### 2.1 序列变异分析

经克隆后的单向测序反应可以获得 900 bp 以上清晰可读的碱基,双向测序后的序列拼接有约 400 ~ 600 bp 的重叠部分,提高了控制区全序列的准确性。总共获得了 55 尾刀鲚 mtDNA 控制区序列的 53 个单倍型,GenBank 序列号为 EF419804-EF419827, EU084006-EU084032。经同源比对显示,鲚属具有较长且长度变异较大的控制区序列 (1 214 ~ 1 442 bp)。其中,1 214 bp 的 7 尾,占 12.7%, 1 252 bp 的 34 尾,占 61.8%; 1 290 bp 的 11 尾,占 20%; 1 328 bp 的 2 尾,占 3.6%; 1 442 bp 的 1 尾,占 1.8% (这些序列类型中或有 1 ~ 3 bp 的缺失或插入)。序列共发生了 7 次 1 ~ 4 bp 的小片断插入或缺失,而序列的长度多态性主要是在第 358 位点处有以“CTA TGT ATT ATA TTA CAT ATA TTA TGG TAT AGT ACA TA”38 bp 为单位的 1 至 3 次片断重复。序列长度多态性主要发生在鄱阳湖和太湖的个体间,而 1 尾太湖的个体,其序列出现了多达 6 次的大片段重复。

长江及其南部邻近水域刀鲚的平均 A、T、G、C 碱基含量分别为 33.3%, 33.3%, 19.2%, 14.2%, 表现出显著的碱基组成偏倚性。在 1 442 个序列位点中,有 148 个多态位点,其中 63 个为简约性信息位点。所有序列间转换数为 13 个,颠换数 4 个,平均转换与颠换比  $T_i/T_v$  值为 3.6。5 个群体群体内 Kimura 双参数遗传距离 (Kimura 2-parameter distance, K 2-P) 为 0.009 ~ 0.012。QT、ZS、JJ、TH 4 个群体间 K 2-P 遗传距离为 0.010 ~ 0.013, 与群体内的一致;而 PY 与其它 4 个群体间的 K 2-P 遗传距离为 0.017 ~ 0.018, 略高于其群体内遗传距离 (表 2)。

### 2.2 种群遗传结构分析

55 个样本的平均单倍型多样性 ( $h$ ) 为 0.999 3, 5 个群体的平均核苷酸多样性 ( $\pi$ ) 为 0.042 0, 其中, QT 与 ZS 群体分别呈现出最高与最低的核苷酸多样性 (0.049 1 与 0.008 9) (表 1)。利用 DnaSP 软件估算 5 个群体间的分化指数 ( $F_{st}$ ) 和基因交流值 ( $N_m$ ), 结果表明 PY 和 ZS 群体间有最高的分化指数和最低的基因交流值 ( $F_{st}$  和  $N_m$  分别为 0.426 和 0.67), JJ 和 ZS 群体间具有最低的分化指数和最高的基因交

流值( $F_{st}$ 和 $N_m$ 分别为0.013和40.14)(表3)。分子变异分析(AMOVA)的结果显示,大部分(67.2%)变异分布在种群内,存在于种群间的变异较少,为32.8%。

表2 5个刀鲚群体群体内与群体间的K 2-P遗传距离  
Tab. 2 The average K 2-P distance among and within the five *C. nasus* populations

Origin	QT	ZS	JJ	TH	PY
QT	0.012*				
ZS	0.010	0.009*			
JJ	0.012	0.010	0.011*		
YH	0.013	0.011	0.012	0.012*	
PY	0.018	0.017	0.017	0.018	0.012*

注: \* 指种内的平均K 2-P遗传距离

表3 刀鲚群体间的基因交流值 $N_m$ (对角线上方)与种群分化指数 $F_{st}$ (对角线下方)  
Tab. 3 Matrix of pairwise  $N_m$  (above diagonal) and  $F_{st}$  (below diagonal) among the five *C. nasus* populations

	钱塘江 QT	舟山 ZS	九段沙 JJ	太湖 TH	鄱阳湖 PY
钱塘江 QT		9.53	25.13	14.30	0.86
舟山 ZS	0.055		40.14	5.95	0.67
九段沙 JJ	0.020	0.013		15.40	1.04
太湖 TH	0.036	0.077	0.031		0.98
鄱阳湖 PY	0.368	0.426	0.326	0.339	

以邻接法(NJ)构建的系统发育树显示,刀鲚5个群体可以分为两个大谱系(lineage)和多个支系(图1)。这两个谱系的单系支持率并不高,其中谱系A的支持率还未超过50%。但这两个谱系并非以5个群体分别聚类,而是每个谱系都包括了5个群体的部分个体。

### 2.3 种群历史

利用Arlequin3.01软件,对5个群体的序列位点变异分别进行Tajima's  $D$ 与Fu's中性检验。鉴于所有个体均不能按种群独立构成单系群,这里将全部序列混合一起,作为一个整体,进行同样方法的检验以推断它们的种内差异和种群历史变化。检验表明,各种群的Tajima's  $D$ 值均为负(-1.270 ~ -0.559),但种群间的差异均未达到显著水平( $P > 0.10$ );若将所有个体作为一个整体进行分析,Tajima's  $D$ 值依然为负( $D = -0.730$ )且差异显著( $0.05 < P < 0.10$ )。 $F_s$ 值的情况与Tajima's  $D$ 值相类似,有2个种群的 $F_s$ 值为正,所有种群的 $F_s$ 值均不显著,但作为一个整体, $F_s$ 依然为负(-16.051),且差异极显著( $P < 0.05$ )(表1)。Tajima's  $D$ 与Fu's  $F_s$ 检验的结果均显示,刀鲚作为一个整体曾经经历过种群扩张(population expansion)。Network分析结果显示,刀鲚5个种群的单倍型没有形成单一分支(clade),每一分支均由多个种群的单倍型组成,所有单倍型的网络进化关系整体上呈非典型星状(图2),也说明刀鲚在历史上有过种群扩张。

用公式 $\tau = 2ut$ 估算种群扩张的时间T。其中 $t$ 表示种群扩张至今所经历的代数; $\tau$ 是错配分布的模型,可由Arlequin3.01软件分析获得,在这里, $\tau = 7.5$ ;  $u$ 是D-loop序列的变异率。 $u$ 用公式 $u = 2\mu K$ 计算。其中,K是序列中核苷酸的数量,本研究中 $K = 1442$ ;  $\mu$ 是每个核苷酸的变异率,Bowen等认为(15% ~ 20%)/百万年的线粒体控制区进化速率比较适合于沙丁鱼<sup>[7]</sup>。如果将该进化速率应用于近缘物种刀鲚,代入求得, $t = 0.085 \sim 0.065$ (百万年)。T =  $t \times$ 代时,由于刀鲚通常在2龄达到性成熟,这里取代时为2,计算可得 $T = 0.17 \sim 0.13$ MY(百万年)。表明刀鲚群体的扩张时间约为更新世晚期。

## 3 讨论

### 3.1 刀鲚种群的遗传结构

本研究获得的刀鲚个体间的控制区序列差异,主要源于以38 bp为基本单位的片段重复,序列的这

种片段重复可产生快速变异,从而造成不同类群间的巨大差异。这种差异不但可以弥补由于遗传漂变和选择造成的遗传多样性丧失,也可能是某些鱼类增加遗传变异的一种方式,对维持物种的生存有一定的作用<sup>[11,18-19]</sup>。因此,刀鲚可能也是通过这种方式在一定程度上增加其遗传多样性,从而提高对环境变化的适应能力。另外,线粒体 DNA 控制区全序列为分子特征构建的 NJ 树揭示,5 个不同群体的刀鲚均不能按地理分布构成单系群,而是相互混杂在一起,形成两大谱系和多个支系。虽然大部分鄱阳湖的个体能聚在一起,但也只是与其它种群个体一起组成的单系群中的一个分支,其本身并不能独立构成单系群,表明刀鲚正处于谱系重排阶段。

从控制区序列变异看,除鄱阳湖群体以外,其他 4 个群体间 K 2-P 遗传距离为 0.010 ~ 0.013,与各群体内一致(平均 0.011)。而鄱阳湖群体与其他 4 个群体间的 K 2-P 遗传距离为 0.017 ~ 0.018,略高于其种群内的遗传距离(0.012),但仍远低于刀鲚与属内其它物种间的 K 2-P 遗传距离值<sup>[11]</sup>。这可能是由于鄱阳湖群体与其他群体间存在着长距离的隔离所致。分子变异分析(AMOVA)结果也显示,大部分变异分布在种群内,约为 67.2%,存在于种群间的变异较少,约为 32.8%。表明作为一个定居于长江中下游淡水湖泊中的生态类群,鄱阳湖群体虽已积累了一定量的遗传变异,但尚未达到独立成物种的标准,这与唐文乔等<sup>[11]</sup>的结论一致。

种群分化指数( $F_{st}$ )常用来表示两个种群间的遗传分化程度,在 0 到 1 的范围内, $F_{st}$  值越大,两种群的分化程度越高。由表 3 可见,鄱阳湖群体的  $F_{st}$  值较高(0.326 ~ 0.426),而其他 4 个群体间的  $F_{st}$  值都很低(0.013 ~ 0.077),说明鄱阳湖群体与其它群体之间已有了一定的分化,这种分化是随着鄱阳湖群体与其他 4 个群体间的地理距离增加而递增的(PY < JJ < TH < QT < ZS)。基因交流值  $N_m$ , 用来表示种群间的基因交流程度, $N_m$  值大于 1,说明两个种群间有基因交流,反之则预示着隔离的产生。表 3 所显示的  $N_m$  值结果与( $F_{st}$ )值类似,QT、ZS、JJ、TH 4 个群体之间的基因交流值  $N_m$  均远大于 1(5.95 ~ 40.14),表明这 4 个群体的基因交流频繁。而它们与鄱阳湖群体间具有较小的  $N_m$  值(0.67 ~ 1.04),但太湖和九段沙刀鲚群体与鄱阳湖群体仍有基因交流( $N_m = 0.98$  和 1.04),这可能与它们之间隔离时间短或是因为溯江生殖洄游的刀鲚可以到达这里,并与之发生一定的基因交流有关。

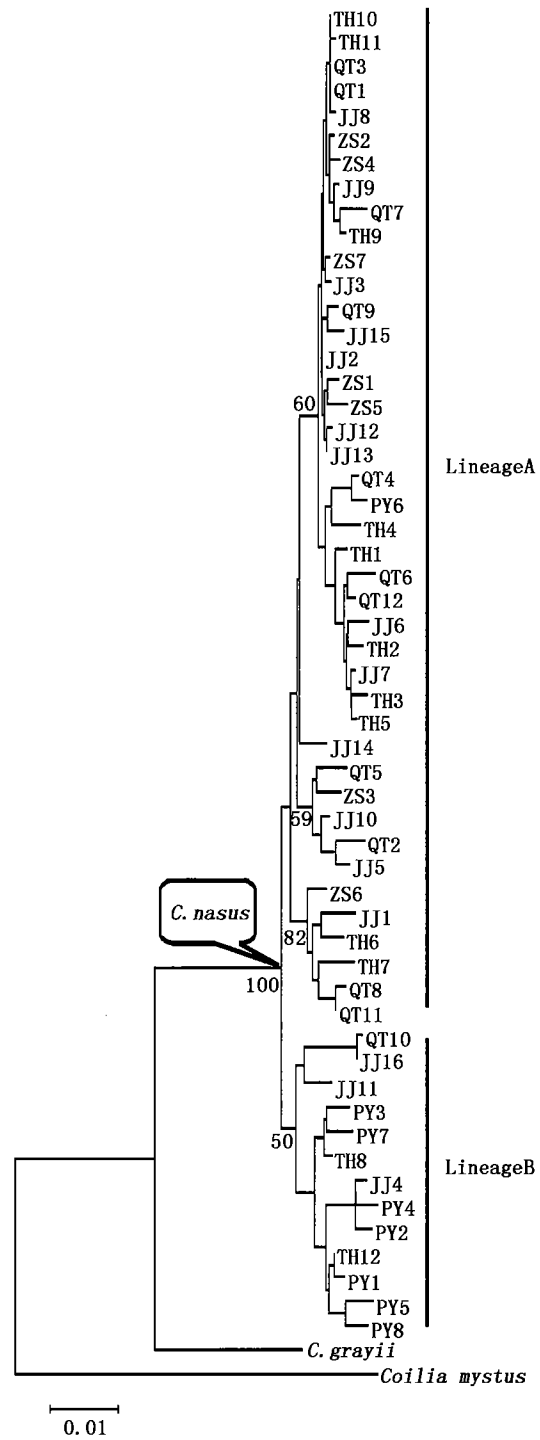


图 1 基于线粒体控制区序列变异构建的 5 个刀鲚群体邻接树  
 Fig 1 Neighbor-Joining tree based on the mtDNA control region sequence variation of five *C. nasus* populations  
 节点处的数值为 1 000 次 bootstrap 检验的支持率 (仅显示支持率大于 50%)

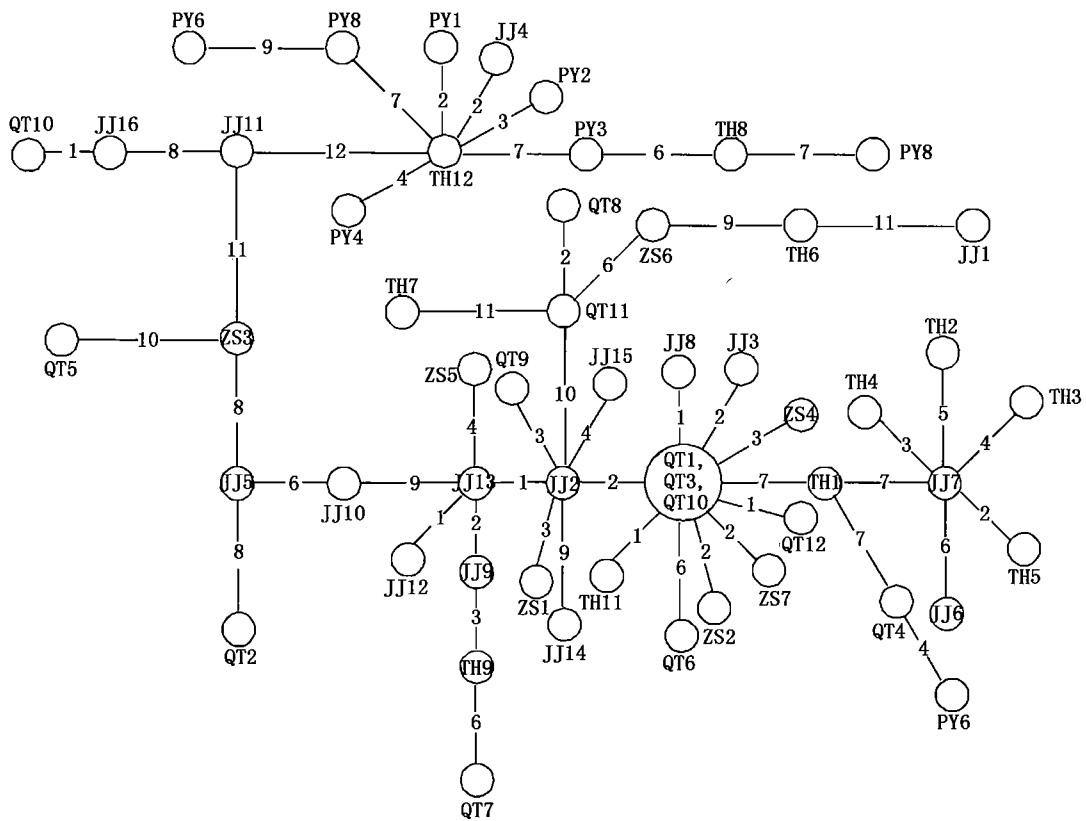


图2 5个刀鲚群体控制区序列单倍型间的网状亲缘关系图

Fig. 2 Minimum spanning networks showing genetic relationship among control region haplotypes for the five *C. nasus* populations.

圆圈或圆圈旁的字符为单倍型编号,连接两个圆圈线段上的数字为变异步数

### 3.2 种群历史

物种的遗传多样性高低与其环境适应能力、种群维持力和进化潜力密切相关。遗传多样性的降低可能导致物种对环境的适应能力和生存能力降低,极端情况下甚至威胁物种生存<sup>[20-21]</sup>。在已研究的海洋鱼类中,物种的遗传多样性降低是一种普遍现象,尽管不乏这样的物种仍能长期生存的例子,但遗传多样性的匮乏必定带来种种遗传健康问题<sup>[22]</sup>。核苷酸多样性( $\pi$ )是表征每个群体内,各个单倍型的两两配对差异的平均值,是判断种群遗传多样性的极好指标。本研究结果显示,刀鲚不但具有较高的单倍型多样性( $h = 0.9993$ ),也具较高的核苷酸多样性( $\pi = 0.0420$ )。这与大多数的海洋鱼类所表现的较低的核苷酸多样性这一特性并不相符<sup>[7]</sup>。即使与同一目的沙丁鱼类(*Sardines*)和鳀属(*Engraulis*)的一些种类相比,刀鲚的核苷酸多样性也较高(日本鳀 *E. japonicus* 的  $h = 0.958$ ,  $\pi = 0.0064$ )<sup>[7,22-24]</sup>。这表明,虽然刀鲚种群数量减少,但仍具有丰富的遗传多样性,存在着较高的进化潜力。

Tajima's  $D$  与 Fu's  $F_s$  中性检验常用以推测种群曾经历的历史事件。如果 Tajima's  $D$  与  $F_s$  值呈负值,且在统计学上达到显著标准,则说明序列中含有比中性进化模型中更多的核苷酸位点变化,可能预示着该种群曾经有过扩张的历史。在本研究中,若单独计算各刀鲚种群的 Tajima's  $D$  与  $F_s$  值,统计学上都达不到显著标准;但若将所有个体混合计算,则发现  $D$  值与  $F_s$  值都为负且差异显著。这表明刀鲚在历史上呈现种群扩张。而样本数量较少或中间单倍型的绝灭则有可能造成各种种群在单独进行中性检测时呈现不显著的原因。Network 分析结果同样支持刀鲚在历史上有过种群的扩张。

我们估计的刀鲚种群扩张时期约在 0.17 ~ 0.13 百万年前,处于更新世的晚期。许多研究结果也表明,海洋鱼类的种群扩张大多处于这一时期<sup>[7,23]</sup>。第四纪末期的几次冰期与间冰期旋回,曾引起海平面

的剧烈升降,最剧烈时海平面下降达 120 ~ 140 m,现生海洋生物物种的分布及其种群遗传的结构大多受到这种冰期旋回的影响<sup>[24]</sup>,因此,刀鲚可能经历了同样的种群进化历史。在冰期期间由于海平面的大幅降低和气候的恶劣,刀鲚种群数量衰减,而且被隔离在两个不同的水域,而后还经历过数次隔离。而在间冰期,随着海平面上升和气候转暖,曾经分割的海域又重新连通,刀鲚群体又经历快速扩张和扩散,导致现今刀鲚存在着不同谱系但又在各水域相互混杂的局面。

承上海海洋大学李思发教授、李家乐教授、复旦大学傅萃长副教授提供有益的建议,江西省水产研究所陈文静研究员、江苏省靖江市渔政站顾树信站长、上海九段沙湿地自然保护区陈秀芝科长、郑麟工程师和浙江海洋学院赵盛龙教授协助采集标本,特此一并致谢。

### 参考文献:

- [1] 袁传必,秦安龄. 中国近海刀鲚生态习性及其产量变动状况[J]. 海洋科学, 1984, 8(5): 35 - 37.
- [2] 袁传必. 长江中下游刀鲚资源和种群组成变动情况及其原因[J]. 动物学杂志, 1988, 23(3): 12 - 15.
- [3] 刘文斌. 中国鲚属 4 种鱼的生化和形态比较及其系统发育的研究[J]. 海洋与湖沼, 1995, 26: 558 - 565.
- [4] 程起群,韩金娣. 刀鲚两种群的形态变异和综合判别[J]. 湖泊科学, 2004, 16: 356 - 364.
- [5] 张敏莹,徐东坡,刘凯,等. 刀鲚生物学及最大持续量研究[J]. 长江流域资源与环境, 2005, 14: 694 - 698.
- [6] 马春艳,刘敏,马凌波,等. 长江口刀鲚遗传多样性的随机扩增多态 DNA 分析[J]. 海洋水产研究, 2004, 25(5): 19 - 24.
- [7] 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.
- [8] Mowm T, Arnason E. Genetic diversity and population history of two related seabird species based on mitochondrial DNA control region sequences [J]. Mol Ecol, 2001, 10: 2463 - 2478.
- [9] Verheyen E, Salzburger W, Snoeks J, et al. Origin of the superlock of cichlid fishes from lake Victoria, East Africa [J]. Science, 2003, 300: 325 - 329.
- [10] Bowen B W, Muss A, Rocha L A, et al. Shallow mtDNA coalescence in Atlantic pygmy angelfishes (genus *Centropyge*) indicates a recent invasion from the Indian Ocean [J]. J Hered, 2006, 97(1): 1 - 12.
- [11] 唐文乔,胡雪莲,杨金权. 从线粒体控制区全序列变异看短颌鲚和湖鲚的物种有效性[J]. 生物多样性, 2007, 15(3): 224 - 231.
- [12] Thompson J D, Gibson T J, Plewniak F, et al. The Clustal\_X windows interface: flexible strategies ed for multiple sequences alignment aided by quality analysis tools [J]. Nucl Acids Res, 1997, 25: 4876 - 4882.
- [13] Galtier N, Gouy M, Gautier C. SEAVIEW and PHYLO\_WIN: two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny [J]. Comp Appl Biosci, 1996, 12: 543 - 548.
- [14] Kumar S, Tamura K, Nei M. MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment [J]. Brief Bioinf, 2004, 5: 150 - 163.
- [15] Excoffier L, Laval G, Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis [J]. Evol Bioinf Online, 2005, 1: 47 - 50.
- [16] Rozas J, Sánchez-DelBarrio J C, Messeguer X, et al. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods [J]. Bioinformatics, 2006, 19: 2496 - 2497.
- [17] Excoffier L, Smouse P E. Using allele frequencies and geographic subdivision to reconstruct gene trees within a species: molecular variance parsimony [J]. Genetics, 1994, 136: 343 - 359.
- [18] 刘焕章. 鱼类线粒体 DNA 控制区的结构和进化:以鳊鱼为例[J]. 自然科学进展, 2002, 12(3): 266 - 270.
- [19] 张四明,邓怀,汪登强,等. 中华鲟(*Acipenser sinensis*) mtDNA 个体间的长度变异与个体内的长度异质性[J]. 遗传学报, 1999, 26: 489 - 496.
- [20] Vrijenhoek R C. Genetic diversity and fitness in small populations[M]// Loeschcke V, Tomiuk J, Jian S K eds. Conservation genetics. Basel: Birkhäuser, 1994, 37 - 53.
- [21] Frankham R, Ballou J D, Briscoe, D A. Introduction to conservation genetics [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.
- [22] Bowen B W, Grant W S. Phylogeography of the sardines (*sardinops* spp.): assessing biogeographic models and population histories in temperate upwelling zones [J]. Evolution, 1997, 51(5): 1601 - 1610.
- [23] Liu J X, Gao T X, Zhuang Z M, et al. Late Pleistocene divergence and subsequent population expansion of two closely related fish species, Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) and Australian anchovy (*E. australis*) [J]. Mol Phyl Evol, 2006, 40: 712 - 723.
- [24] Yu Z N, Kong X Y, Guo T H, et al. Mitochondrial DNA sequence variation of Japanese Anchovy *Engraulis japonicus* from the Yellow Sea and East China Sea [J]. Fish Sci, 2005, 71: 299 - 307.