

大陈岛海域野生大黄鱼子代遗传多样性的初步对比分析

蔡鹏雨¹, 邹沁东¹, 汪振华^{1,2}, 章守宇^{1,2}

(1. 上海海洋大学 海洋科学与生态环境学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学 海洋牧场工程技术研究中心, 上海 201306)

摘要:为更深入了解大黄鱼资源的恢复状况,基于2020—2021年大陈岛局地尺度4个季度的拖网采样数据,通过捕获的野生大黄鱼(*Larimichthys crocea*)幼鱼的体长参数与增殖放流个体的对比,初步判别其是否属于野生繁殖群体,测定大陈岛海域获取的大黄鱼的野生成鱼样本(LCA)、野生幼鱼样本(LCJ)以及铜网养殖群体样本(LCC)线粒体CO I基因序列片段差异,以初步探讨增殖放流对大黄鱼野生繁殖群体的遗传结构和多样性的影响。结果显示:研究海域采集的大黄鱼幼鱼集中出现在春季,其体长范围为11.24~70.00 mm,平均体长(33.46±12.90) mm,显著低于增殖放流群体的最小体长规格标准(>5 cm)。野生大黄鱼成鱼及稚鱼具有较高的单倍型多样性和中等的核苷酸多样性($H_d=0.516\sim0.879$, $P_i=0.001\ 8\sim0.003\ 7$)。遗传分化指数显示,3个群体之间遗传分化程度极小,群体间基因流为6.814 1~∞,无显著遗传结构差异。系统发育和网络分析表明,野生群体与养殖群体间具有较高的遗传相关性。研究表明:增殖放流或网箱逃逸所形成的大黄鱼野外种群已经在陈海域繁殖产生后代,并已形成一定规模的补充群体,且呈现基因突变的累积效应,大陈海域大黄鱼资源的恢复条件已逐渐成型。

关键词: 大黄鱼; 增殖放流; 遗传多样性; 线粒体CO I基因

中图分类号: S 932.4

文献标志码: A

大黄鱼(*Larimichthys crocea*)隶属鲈形目(Perciformes)石首鱼科(Sciaenidae)黄鱼属(*Larimichthys*),主要分布于我国黄海南部、东海和南海,为暖温性近海集群洄游鱼类,其体色金黄,口感美味,为我国四大海产之首,享有“国鱼”之美誉。作为我国特有的地方性海水鱼类,大黄鱼长期以来位列中国海洋捕捞对象之首。20世纪70年代前中国大黄鱼年平均产量22万t,70年代末甚至一度高达25万t,在中国海洋鱼类区系结构中具有举足轻重的地位,并已融入闽浙沿海地区的民俗文化之中,但是,由于历史上的过度捕捞,导致其资源量急剧下降,90年代末已无渔汛,2000年初甚至难觅踪迹,致其被世界自然保护联盟(IUCN 2016 ver. 3.1)列为极度濒危(Critically Endangered)^[1]。

1987年至今,为了恢复枯竭的野生大黄鱼资

源,中国政府每年都在福建、浙江和江苏等省的沿海水域投放大量人工养殖的幼鱼。2017年至2021年5年期间,浙江省累计放流30 319.8万尾大黄鱼^[2]。有研究表明大黄鱼增殖放流在某些自然海域已经呈现出积极的资源恢复迹象^[3]。与此同时,研究者也越来越关注增殖放流对于野生渔业资源遗传多样性的影响以及其遗传学风险。过往研究表明,增殖放流会对放流物种的野生种群产生潜在的遗传影响^[4-5],如:挪威大西洋鲑(*Salmo salar*)野生种群与人工放流的幼体发生基因交流后,出现了显著的遗传同化现象。这种基因渗入导致部分野生个体的性成熟时间和洄游行为发生延迟,进而对其种群的自然补充过程产生了不利影响^[6];HAMASAKI等报道了在日本鹿儿岛湾(Kagoshima Bay)大面积放流真鲷(*Pagrus major*)的30年中,放流群体对野生群体

收稿日期: 2025-03-31

修回日期: 2025-05-20

基金项目: 国家重点研发计划(2023YFD2401903, 2019YFD0901303)

作者简介: 蔡鹏雨(1998—),男,硕士研究生,研究方向为渔业资源。E-mail: horafugit@163.com

通信作者: 章守宇, E-mail: syzhang@shou.edu.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydx.com>

的遗传影响,最终野生个体发生遗传漂变导致了其稀有等位基因的消失^[7];SHAN等^[8]在珠江口进行黑鲷(*Acanthopagrus schlegelii*)增殖放流后,发现该河口海域的野生种群的遗传多样性低于其他海域的野生种群。然而,过往也存在增殖放流对野生种群没有产生较为显著遗传影响的相关报道,如:JEONG等^[9]对日韩海域的黑鲷群体进行了遗传学研究,包括1个养殖群体、1个回捕群体以及6个野生群体,通过对这些群体的遗传多样性和遗传结构的分析,显示这8个黑鲷群体均具有较高的遗传多样性。此外,研究结果表明,增殖放流活动并未对回捕群体的遗传特征产生显著影响。类似的案例较为多见,如增殖放流对大鳞钩吻鲑(*Oncorhynchus tshawytscha*)^[10]、草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)^[11]、大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)^[12]和许氏平鲉(*Sebastes schlegelii*)^[13]等的遗传结构皆未造成消极影响。

然而,值得注意的是,尽管许多学者得出了上述结论,但这些发现仅限于没有遭受资源枯竭的特定鱼类和栖息地。以东海中部大黄鱼渔场为例,捕捞压力大,野生大黄鱼种群濒临灭绝,生态背景与现有增殖放流案例不同。虽有学者针对养殖和野生大黄鱼群体的遗传多样性差异进行研究^[14],但是当前仍缺乏对于东海大黄鱼增殖放流形成的子一代群体遗传多样性的研究。

遗传多样性是由自然种群中自然选择、杂交和遗传漂变等多种因素共同决定的,在种群繁殖

中起着至关重要的作用,这是物种保持后代进化潜力的基础^[15]。细胞色素c氧化酶亚基I(Cytochrome c oxidase subunit I, CO I)基因是线粒体DNA中的蛋白编码基因。引物多样性高、进化速度适中、长度适宜,在群体遗传学中得到广泛应用^[16]。为此,本研究对比大黄鱼稚幼鱼的生物学参数并利用CO I序列分析大陈海域野生成鱼群体、野生幼鱼群体以及铜网养殖群体的遗传多样性和遗传结构,并初步揭示大黄鱼增殖放流对其放流群体子一代基因信息的潜在影响,为小黄鱼资源的最终恢复提供重要参考。

1 材料与方法

1.1 样本采集及DNA提取

大黄鱼自然稚幼鱼群体及成鱼群体样本取自2020年9月至2021年4月对大陈海域4个季度的拖网渔获,养殖个体购自铜网养殖户。采样网具为单船单囊网板底拖网,网具全长46 m,网翼横向扩展宽度为5 m,垂直扩张高度1.5 m,网囊目大25 mm。平均拖网时长(20.00±1.57) min,平均拖速(3.0±0.1) kn。以下大陈为中心在其周边共设置21个站点,具体分布如图1所示。依KENDALL^[18]和WESTERFIELD^[19]等方法将各鳍条基本形成、并开始形成鳞片的划分为稚鱼;鳞片已经覆盖全身,但性腺未成熟的划分为幼鱼;性腺初次成熟后的个体划分为成鱼(图2)。

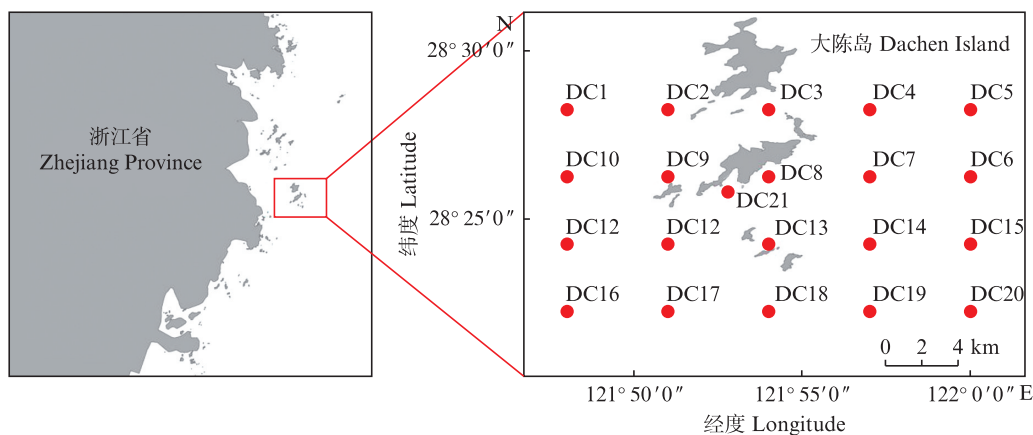


图1 大黄鱼自然群体采集站点
Fig. 1 Sampling locations of *L. crocea* population

在获取到的3个群体的样本中每个群体各取20条进行DNA提取。DNA提取按照说明书进行操作,采用康为世纪CW2298S通用型柱式基

因组DNA提取试剂盒。将提取后的DNA溶液进行1%琼脂糖凝胶电泳以评估其质量,并在通过质检后存储在-20℃的冰箱中备用。

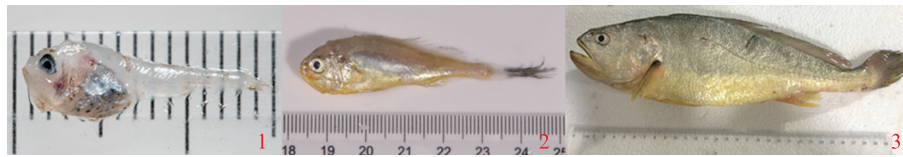


图2 大黄鱼稚鱼(1)、幼鱼(2)及成鱼(3)

Fig. 2 Large yellow croaker at larval(1), juvenile(2) and adult(3) stages

1.2 线粒体DNA扩增及测序

使用引物F:5'-TCAACCAACCACAAAGA CATTGGCAC-3'和R:5'-TAGACTTCTGGGTG GCCAAAGAATCA-3'用于扩增大黄鱼 CO I 序列^[20]。PCR 扩增反应体系为:10 μ L 2 \times Taq MasterMix, 引物(10 mmol/L)各1 μ L, 1 μ L DNA 模板,最后用双蒸水定容至终体积20 μ L。PCR 反应程序如下:95 $^{\circ}$ C预变性5 min;94 $^{\circ}$ C变性1 min,58.1 $^{\circ}$ C退火45 s,72 $^{\circ}$ C延伸90 s,共30个循环;最后72 $^{\circ}$ C延伸10 min。将PCR扩增产物经过1%琼脂糖凝胶电泳检测后,使用上海生工生物工程技术有限公司的UNIQ-1柱式PCR产物纯化试剂盒进行纯化回收,最后使用ABI3730 XL测序仪,进行双向测序。

1.3 数据分析

进行测序结果分析时,使用DNA Sequencing analysis 软件进行解读,其中包括 Sequencing Analysis 5.2.0 软件(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Sequin/>)和 Sequencher 5.1 软件包(<https://www.genecodes.com>)进行比对分析。针对CO I 基因原始序列的比对和剪切操作,采用MEGA 7.0.26

软件中的 Align by clustal W 功能。用DNASP v5 (Librado P, 2009)软件计算群体单倍型, DNASP v5 软件进行 Tajima's D 和 Fu and Li's D 的中性检验,以衡量群体是否发生了扩张。采用 Arlequin 3.5 软件^[22]进行遗传多样性、群体的分子方差分析(AMOVA)、遗传距离和基因流(N_m)值的计算。在 MEGA 7.0.26 软件中,采用 Kimura-2-parameter 替代模型和 Neighbour-joining (NJ) 法构建大黄鱼不同种群单倍型的分子聚类树,用于分析各群体之间的亲缘远近关系。统计结果的显著性水平 $\alpha=0.05$ 。

2 结果

2.1 大黄鱼稚幼鱼样本体长组成

采集的野生成鱼样本共计75尾(LCA),体长范围163~217 mm;野生稚幼鱼样本(LCJ)1179尾(表1),随机选取其中359尾进行生物学参数测定,其体长范围为11.24~70.0 mm,平均体长为(33.46 \pm 12.9) mm,优势体长为20~49 mm(图3),占总体数量的81.3%;养殖群体(LCC)共计20尾,体长范围203~359 mm。

表1 季节性采样所获大黄鱼样本数量

Tab. 1 Sample size of *L. crocear* collected during seasonal investigations

采样时间 Sampling date	总体个数 Total individuals	稚鱼数量 Larvae count	稚鱼占比 Larvae percentage/%	幼鱼数量 Juvenile count	幼鱼占比 Juvenile percentage/%	成鱼数量 Adult count	成鱼占比 Adult percentage/%
2020.09	243	0	0	175.00	72.00	68.00	28.00
2020.11	3	0	0	0	0	3.00	100.00
2021.01	15	0	0	11.00	73.30	4.00	26.70
2021.04	1 179	474.00	40.30	705.00	59.70	0	0

2.2 序列特征分析

本研究共测得60条序列,经过BLAST比对确定为目标序列。利用MEGA软件对测序所得目的片段进行校对剪切,获得长度634 bp的同源序列。COI序列中碱基A、T、C和G的平均含量

分别为27.3%、22.3%、20.3%和30.1%(表2),其中G碱基含量最高,C碱基含量最低,且A+T的平均含量(49.6%)与C+G的平均含量(50.4%)相当,未表现出明显的AT偏倚性。

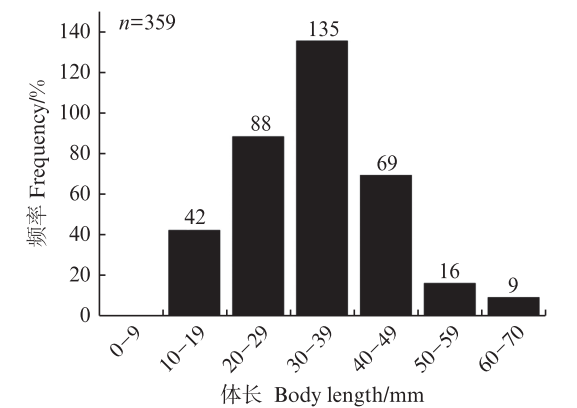


图3 大黄鱼稚幼鱼体长频率分布图
Fig. 3 Frequency distribution of body length for *L. crocea* Larvae and Juvenile individuals

表2 不同大黄鱼群体的碱基组成信息
Tab. 2 Composition of nucleotide bases from different *L. crocea* populations

群体 Population	碱基组成/% Base composition			
	A	T	C	G
野生成鱼(LCA)	27.3	22.4	20.2	30.1
养殖成鱼(LCC)	27.3	22.2	20.4	30.1
野生稚幼鱼(LCJ)	27.4	22.2	20.2	30.2
平均 Mean	27.3	22.3	20.3	30.1

2.3 单倍型在群体中的分布及遗传关系

在60个大黄鱼样本中共检测到12个单倍型,其中有4个共享单倍型,其余8个为独有单倍型。单倍型Hap 1、Hap 2和Hap 4为3个群体的共享单倍型,出现频次最高,分布于48个样本中,占总样本数的80%,可能为大黄鱼的原始单倍型。单倍型Hap 3为两个群体所共享(LCA、LCJ),分布于2个样本中。在独有单倍型中,LCA群体有1个(Hap 5和Hap 6),其余6个(Hap 7、Hap 8、Hap 9、Hap 10、Hap 11和Hap 12)均为LCJ群体独有单倍型(表3)。

利用MEGA软件,通过Kimura-2-parameter替代模型和Neighbour-joining(NJ)法构建CO I单倍型的系统发育树(图4)。大黄鱼群体的单倍型被分成2个分支,它们呈现交叉散乱分布,不同群体之间与单倍型之间没有明显的对应关系。

表3 基于CO I 基因序列的不同大黄鱼群体的单倍型分布
Tab. 3 Haplotype distribution of different *L. crocea* populations based on CO I gene sequence

单倍型 Haplotype	群体 Population			Total
	LCA	LCC	LCJ	
Hap1	14	18	6	38
Hap2	2	1	4	7
Hap3	1		1	2
Hap4	1	1	1	3
Hap5	1	-	-	1
Hap6	1	-	-	1
Hap7	-	-	1	1
Hap8	-	-	2	2
Hap9	-	-	1	1
Hap10	-	-	1	1
Hap11	-	-	1	1
Hap12	-	-	2	2
Total	20	20	20	60

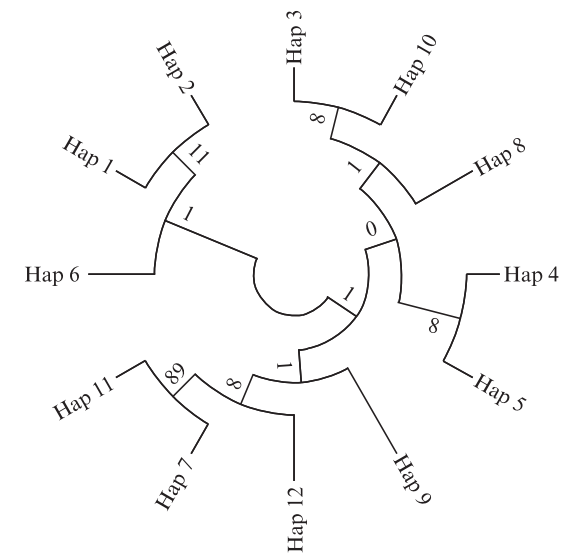


图4 基于线粒体CO I 基因序列构建邻接系统进化树
Fig. 4 NJ molecular phylogenetic tree based on CO I gene sequences

利用POPART软件基于CO I 序列构建的单倍型网络图(图5)显示,除单倍型Hap 9外,本研究中大黄鱼群体的单倍型间的变异的步数均较低,呈现一种以3个群体的共享单倍型(Hap 1)为中心的放射状结构。位于中心的单倍型养殖群体

占很大部分,野生群体的单倍型主要分布在长枝末端,表明野生单倍型可能是由近几十年变异积累而来。总体而言,本研究中大黄鱼群体间存在较为广泛的共享单倍型,未表现出明显的群体与单倍型之间的对应关系,与NJ系统发育树的结果相一致。

2.4 遗传多样性和遗传结构

大黄鱼3个群体的CO I序列的单倍型多样性(H_d)、核苷酸多样性(P_i)平均核苷酸差异数如表3所示。数据显示,LCA群体共20尾,6个单倍型,单倍型多样性是 0.516 ± 0.132 ,核苷酸多样性是0.001 8;LCC群体共20尾,3个单倍型,单倍型

多样性是 0.195 ± 0.115 ,核苷酸多样性是0.000 6;LCJ群体共20尾样本,10个单倍型,单倍型多样性是 0.879 ± 0.052 ,核苷酸多样性是0.003 7。在本研究中LCJ群体的单倍型多样性(H_d)与核苷酸多样性(P_i)均最高;LCC群体的单倍型多样性与核苷酸多样性均最低。野生群体的多样性水平显著高于养殖群体的多样性水平。

大黄鱼3个群体的中性检验结果显示,LCC、LCA和LCJ群体的Tajima's D 和Fu and Li's D 均为负值,其中,3个群体之间Tajima's D 差异均显著($P<0.05$)(表4);LCC群体与其他群体相比Fu and Li's D 差异显著($P<0.05$)。

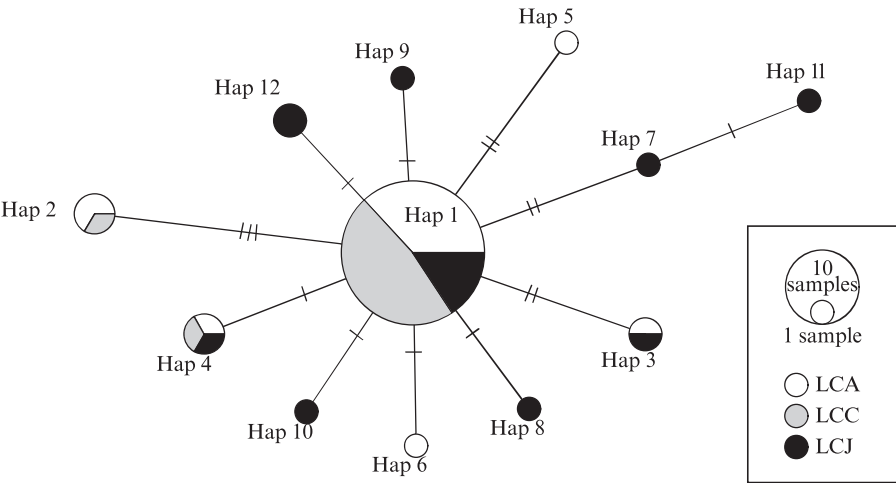


图5 基于线粒体CO I基因序列构建网络图
Fig. 5 Network diagram of CO I gene sequences

表4 基于CO I基因序列的3个群体遗传多样性
Tab. 4 Genetic diversity of 3 populations based on CO I gene sequences

群体 Population	样本数 N	单倍型数 N_h	单倍型多样性 H_d	核苷酸多样性 P_i	中性检验指标	
					Tajima's D	Fu and Li's D
野生成鱼(LCA)	20	6	0.51 ± 0.13	0.0018	-1.85*	-1.71
养殖成鱼(LCC)	20	3	0.19 ± 0.11	0.0006	-1.86*	-2.62*
野生稚幼鱼(LCJ)	20	10	0.87 ± 0.05	0.0037	-1.28*	-0.82
总计 Total	60	12	0.58 ± 0.07	0.002	-1.85	-1.15

注:*表示不同处理间在0.05概率水平差异显著。
Notes: * indicate significant differences at the 0.05 probability level.

由MEGA 7.0.26软件中Data-distance计算出的3个群体的遗传距离如表5所示,种内平均遗传距离为0.000 6~0.003 9,其中LCC群体内遗传距离最小,为0.000 6;LCJ群体内遗传距离最大,为0.003 9。群体间的平均遗传距离为0.001 2~0.002 8,其中LCA群体和LCC群体遗传距离最小,为0.001 2;LCC群体和LCJ群体遗传

距离最大,为0.002 8。群体间的遗传距离由大到小依次是LCJ-LCA>LCJ-LCC>LCC-LCA。

大黄鱼3群体间基于CO I序列的遗传分化指数 F_{ST} 值为-0.025 1~0.035 4(表5),统计检验均不显著,表明群体间存在较高的遗传同质性,其中,LCA群体与LCC和LCJ群体之间的 F_{ST} 值为零。在所有群体中,LCJ群体与其他群体之间的

F_{ST} 值最高, LCA 群体与其他群体的 F_{ST} 值最低。基因流与 F_{ST} 值的结果相似, 即 LCC 和 LCJ 群体的基因流值最小(6.814 1), LCA 与 LCC 和 LCJ 群体的基因流值均最大(Inf)。

大黄鱼 3 个不同群体基因流和遗传分化指数如表 6 所示, 两两之间的分化指数范围为 0.001 9~0.035 4。基因流值的范围为 6.814 1~∞。

表 5 基于 CO I 基因序列的不同大黄鱼群体遗传距离
Tab. 5 Pairwise genetic distances of different *L. crocea* populations based on CO I gene sequences

群体 Population	LCA	LCC	LCJ
LCA	0.001 8	-	-
LCC	0.001 2	0.000 6	-
LCJ	0.002 7	0.002 8	0.003 9

注: 对角线下方为大黄鱼群体间遗传距离; 对角线表示大黄鱼群体内遗传距离。
Notes: The pairwise genetic distances between every two populations of *L. crocea* is below the diagonal, the diagonal line indicates the genetic distance within the population of *L. crocea*.

表 6 基于 CO I 基因序列的不同大黄鱼群体基因流(Nm)与遗传分化指数(F_{ST})
Tab. 6 The values of F_{ST} and gene flow among different populations of *L. crocea*

群体 Population	LCA	LCC	LCJ
LCA	-	Inf	Inf
LCC	0	-	6.814 1
LCJ	0	0.035 4	-

注: 对角线下方为成对间 F_{ST} 值, 对角线上方为基因流。
Notes: The pairwise F_{ST} value is below the diagonal, and the gene flow is above the diagonal.

根据分子变异分析(AMOVA)结果, 3 个群体的总遗传分化指数为 0.007 1, 显示出没有显著差异($P<0.05$)。绝大部分遗传变异(99.29%)存在于大黄鱼各群体内部, 而群体间的遗传变异极为有限, 仅为 0.71%(表 7)。

表 7 大黄鱼 3 个不同群体线粒体 CO I 序列分子变异分析
Tab. 7 AMOVA results of mtDNA CO I sequences in 3 populations of *L. crocea*

变异来源 Source of variation	自由度 <i>df</i>	平方和 Sum of squares	方差组分 Variance components	方差比例 Percentage of variation/%
群体间 Among populations	2	1.5	0.004 7	0.71
群体内 Within populations	57	37.4	0.656 1	99.29
总体 Total	59	38.9	0.660 8	-
遗传分化指数 Fixation index		F_{ST} : 0.007 1		

3 讨论

3.1 大陈海域大黄鱼野生繁殖群体的发现

本研究在大陈岛礁海域采集的大黄鱼稚鱼样品平均体长为(33.46±12.90)mm, 可基本确定为非放流群体。根据浙江《大黄鱼增殖放流技术规范》^[23]规定, 放流苗种的最小体长应大于 50 mm; 文献报道的放流大黄鱼个体体长也均大于 50 mm, 如 2013—2015 年洞头海域放流大黄鱼标志鱼的体长范围在 93~224 mm 之间^[2, 24]。因此本研究样品来源可基本排除放流后的重捕个体, 故推断稚鱼样本来自于放流大黄鱼长成后的自繁殖群体。

多年来为了恢复东海岱衢族大黄鱼资源, 政府曾采取伏季休渔、建立大黄鱼幼鱼保护区和实施大黄鱼增殖放流等各种措施。自 2000 年以来大黄鱼在东海皆有一定量的捕捞记录(《中国渔业统计年鉴》, 1956—2022)^[25], 也有研究指出大黄鱼幼鱼被视为小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)捕捞上岸的情况^[3]。马鞍列岛海礁及浪岗山海域甚至出现了较大规模的大黄鱼群, 并且有相当一部分雌性大黄鱼性腺发育至Ⅲ期和Ⅳ期^[26], 这说明大黄鱼放流群体进入岛礁海域时已经形成了一定规模的性成熟群体。即便如此, 当前对大黄鱼野外自繁殖群体出现的准确报道依然少见, 究其原因可能与当前大黄鱼稚鱼、幼鱼的形态学研究不够深入, 易导致错鉴、漏鉴等情况有关。如李渊等^[27]对苍南调查海域仔稚鱼同时进行种类形态学鉴定和 CO I 序列相似性比对验证, 结果表明大量的大黄鱼仔稚鱼被错鉴为棘头梅童鱼, 其实已经证实大黄鱼野生繁殖群体的存在。

3.2 大黄鱼不同群体遗传多样性的对比分析

大陈岛海域已明确出现大黄鱼自我繁殖后代群体,从捕获数量上可推断为增殖放流群体的后代。为进一步了解增殖放流群体在自然水域可能产生的遗传效应,本研究基于线粒体 CO I 基因序列对所获大黄鱼样本的遗传多样性进行了研究。3 个大黄鱼群体共呈现 12 种单倍型,低于 WANG 等^[28]的 60 种和湛微等^[29]的 34 种,这很可能受限于样本数量及样本同源性高的缘故,另外所使用的 CO I 序列长度的不同也影响到检测结果;而陈淑吟等^[14]通过线粒体 CO I 基因序列片段比对了江苏海域养殖大黄鱼和野生群体的遗传差异,研究结果显示,在 3 个群体的 65 个序列中发现了 15 个单倍型,其中有 3 个单倍型在不同群体之间共享,这与本研究结果相似。

在分子遗传学中,常用核苷酸多样性(P_i)和单倍体多样性(H_d)来评价群体内遗传多样性水平,二者的值越高表明遗传多样性越丰富。东海野生大黄鱼资源在 80 年代末已接近枯竭,很可能导致大黄鱼野生群体遗传多样性的急剧丧失^[17]。也有学者认为,增殖放流群体存在与野生群体杂交种或养殖代繁殖的情况,野生资源的遗传多样性会受到威胁,从而呈现出由于种质资源减少所引起的奠基者效应,类似报道如卵形鲳鲹(*Trachinotus ovatus*)^[30]和黑鲷(*Acanthopagrus schlegelii*)^[8]。本研究野生大黄鱼群体遗传多样性水平并不比大多数的西北太平洋常见经济鱼类($H_d=0.302\ 6\sim0.992$, $P_i=0.000\ 371\sim0.04$)低。有研究认为,大黄鱼目前能保持较高遗传多样性的原因是得益于捕捞压力较小的粤西海域和韩国海域的野生群体的洄游补充^[25]。然而,中国近海野生大黄鱼实际上的资源量并不足以支持目前大规模增殖放流背景下捕获的野生大黄鱼种群的遗传多样性,韩国海域也未曾发现大规模的大黄鱼洄游群体。

本研究发现捕获的野生成鱼群体遗传多样性正好介于野生稚幼鱼群体和养殖群体的多样性水平之间,野生成鱼群体有着比野生稚幼鱼群体更多的养殖共享单倍型拥有数,其遗传结构也更类似于养殖群体,且稚幼鱼的遗传多样性最高,这也进一步证明野生成体大黄鱼源于增殖放流或养殖逃逸群体。遗传距离和遗传分化指数(F_{st})分析结果表明 3 个群体之间并无分化,且群

体之间基因流均 >1 ,也就是说基因交流非常频繁,同属于同一个地理群体, WRIGHT^[31]认为群体间基因流 >1 能发挥均质化作用,从而有效抑制由遗传漂变引起的遗传分化。因此本研究认为,增殖放流形成的半野生群体已经能够通过自繁殖产生子代,子代通过基因突变并累计,形成有更高的遗传多样性的群体,因此维持了相对较高的遗传多样性,可见野生大黄鱼种质资源的完全恢复仍然存在较大可能性。

本研究基于单倍型网络图的结果表明,位于中心的单倍型养殖群体占很大部分,野生群体的单倍型主要分布在长枝末端,表明野生单倍型可能是由近几十年变异积累而来^[15],说明野生大黄鱼的个体可能来自于放流或其子代。野生大黄鱼的遗传多样性不仅并未受到明显的影响,很可能通过繁殖过程中的变异积累,促使野生稚幼鱼的遗传多样性甚至显著高于野生成鱼。一些学者提出了“胁迫生态学”概念,用以探讨种群遗传多样性及其与各影响因素之间的关系。根据该理论,当生态系统所面临的胁迫超过其自身的稳定能力时,生物多样性可能因为生态系统功能性的退化而减少^[32]。HOFFMAN^[33]指出,胁迫会改变种群的基因流、遗传变异等多个因素,从而促使种群个体开始选择更加宜居的生境,或改变生活习性以适应胁迫;另有研究也显示,适度的胁迫作为种群对当地生境适应性的进化动力,可能导致种群的形态结构特征发生显著的变化^[34]。因此,出现这种遗传现象的原因可能是由于大黄鱼资源衰退后,引起了种群性成熟年龄提前的适应性调节,大黄鱼的生活史类型已经随着资源的衰退快速从 K 选择对策者向着 R 选择方向演变^[35], R 选择群体在自然环境中受自然选择的因素,会重新激活适应性表达基因,使之仍然保持较为丰富的遗传多样性,因此无需过分担心连续的增殖放流可能造成的大黄鱼遗传多样性丧失的问题,而应将更多的焦点放在种源控制和资源有效保护方面。

4 结论与展望

大黄鱼已经在大陈海域形成野生繁殖群体,且具有较大的资源密度,其资源恢复近在眼前。从渔业管理的角度来看,大黄鱼重要的三场一通道水域需实施捕捞方式的调整,如在岛礁近岸推

广钓捕等对资源杀伤力较小的渔具渔法,同时严格控制渔获规格;亦可在大黄鱼产卵区和育幼场设置永久保护区,以保护大黄鱼野生繁殖群体,促进野生大黄鱼种群的资源恢复。

本研究中大陈岛礁海域大黄鱼组成较复杂,野生成鱼可能是增殖放流个体,也可能是养殖逃逸个体,还有可能是当地生活多年的野生群体。由于缺乏与本地放流个体基因型的直接比较,野生大黄鱼的最终来源有待深入研究;而有关野生稚幼鱼是否来自于野生繁殖群体的子二代甚至子三代仍需继续探究。

作者声明本文无利益冲突。

参考文献:

- [1] 徐鹏,柯巧珍,苏永全,等. 大黄鱼种质资源保护与利用现状及建议[J]. 水产学报, 2022, 46(4): 674-682.
XU P, KE Q Z, SU Y Q, et al. Protection and utilization status and prospect of large yellow croaker (*Larimichthys crocea*) germplasm resources[J]. Journal of Fisheries of China, 2022, 46(4): 674-682.
- [2] 陈欣怡,徐开达,李鹏飞,等. 浙江近海海洋鱼类增殖放流现状分析[J]. 海洋开发与管理, 2023, 40(9): 128-135.
CHEN X Y, XU K D, LI P F, et al. Analysis of the status of marine fish proliferation and release in Zhejiang offshore [J]. Ocean Development and Management, 2023, 40(9): 128-135.
- [3] 马晓林. 洞头海域大黄鱼增殖放流及其效果初步评价[D]. 舟山: 浙江海洋大学, 2016.
MA X L. Releasing enhancement of large yellow croaker (*Larimichthys crocea*) in Dongtou sea water and its effect evaluation [D]. Zhoushan: Zhejiang Ocean University, 2016.
- [4] GRANT W S, JASPER J, BEKKEVOLD D, et al. Responsible genetic approach to stock restoration, sea ranching and stock enhancement of marine fishes and invertebrates[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2017, 27(3): 615-649.
- [5] HAGEN I J, UGEDAL O, JENSEN A J, et al. Evaluation of genetic effects on wild salmon populations from stock enhancement [J]. ICES Journal of Marine Science, 2021, 78(3): 900-909.
- [6] MCGINNITY P, JENNINGS E, DEEYTO E, et al. Impact of naturally spawning captive-bred Atlantic salmon on wild populations: depressed recruitment and increased risk of climate-mediated extinction [J]. Proceedings of the Royal Society B biological Sciences, 2009, 276(1673): 3601-3610.
- [7] HAMASAKI K, TORIYA S, SHISHIDOU H, et al. Genetic effects of hatchery fish on wild populations in red sea bream *Pagrus major* (Perciformes, Sparidae) inferred from a partial sequence of mitochondrial DNA [J]. Journal of Fish Biology, 2010, 77(9): 2123-2136.
- [8] SHAN B B, LIU Y, SONG N, et al. Genetic diversity and population structure of black sea bream (*Acanthopagrus schlegelii*) based on mitochondrial control region sequences: the genetic effect of stock enhancement [J]. Regional Studies in Marine Science, 2020, 35: 101188.
- [9] JEONG D S, UMINO T, KURODA K, et al. Genetic divergence and population structure of black sea bream *Acanthopagrus schlegelii* inferred from microsatellite analysis[J]. Fisheries Science, 2003, 69(5): 896-902.
- [10] ELDRIDGE W H, KILLEBREW K. Genetic diversity over multiple generations of supplementation: an example from Chinook salmon using microsatellite and demographic data [J]. Conservation Genetics, 2008, 9(1): 13-28.
- [11] 李树华. 长江中游草鱼亲本放流的增殖效果及遗传多样性影响评估[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
LI S H. Genetic and enhancement effects of release parent grass carp in the middle Yangtze River [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2014.
- [12] 郭婷,宋娜,高天翔,等. 威海近海大鲷六线鱼亲鱼、放流苗种和回捕群体遗传多样性比较研究[J]. 海洋湖沼通报, 2022, 44(5): 103-109.
GUO T, SONG N, GAO T X, et al. Comparison of genetic diversity between the breeders, hatchery-released population and recaptured population of *Hexagrammos otakii* [J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2022, 44(5): 103-109.
- [13] WANG L J, WU Z H, WANG Y J, et al. Genetic assessment of a black rockfish, *Sebastes schlegelii*, stock enhancement program in Lidao Bay, China based on mitochondrial and nuclear DNA analysis [J]. Frontiers in Marine Science, 2020, 7: 94.
- [14] 陈淑吟,徐士霞,张志勇,等. 大黄鱼野生群体与养殖群体遗传多样性研究[J]. 海洋科学, 2011, 35(12): 82-87.
CHEN S Y, XU S X, ZHANG Z Y, et al. Study of genetic diversity of wild and culture populations of *Pseudosciaena crocea* using two molecular markers [J]. Marine Science, 2011, 35(12): 82-87.
- [15] 轩中亚,薛峻仁,陈修报,等. 基于线粒体 COI 序列的中华绒螯蟹养殖群体与野生群体遗传多样性与遗传结构分析[J]. 水产学杂志, 2021, 34(2): 15-22.
XUAN Z Y, XUE J R, CHEN X B, et al. Genetic diversity and genetic structure of farmed and wild Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) populations based on

- mitochondrial DNA *COI* gene sequences [J]. Chinese Journal of Fisheries, 2021, 34(2): 15-22.
- [16] 孟磊, 张莹, 张旭, 等. 21 种大眼蟹线粒体 *COI* 基因比较及系统进化分析[J]. 南方农业学报, 2022, 53(7): 2015-2024.
- MENG L, ZHANG Y, ZHANG X, et al. Comparison of 21 mitochondrial *COI* gene sequences of Macrophthalmidae species and phylogenetic analysis[J]. Journal of Southern Agriculture, 2022, 53(7): 2015-2024.
- [17] YE G Q, LIN Y, FENG C C, et al. Could the wild population of large Yellow Croaker *Larimichthys crocea* (Richardson) in China be restored? A case study in Guanjingyang, Fujian, China [J]. Aquatic Living Resources, 2020, 33: 24.
- [18] KENDALL A J. Early life history stages of fishes and their characters[J]. Ontogeny and Systematics of Fishes, 1984.
- [19] WESTERFIELD M. A guide for the laboratory use of zebrafish danio (*Brachydanio rerio*) [M]. Zebrafish International Resource Center, 2007.
- [20] 郭昶畅. 中国沿海石首鱼科鱼类的鉴定、分类和分子系统发育研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2017.
- GUO C C. Identification, classification and molecular phylogeny of Sciaenidae species from Chinese waters [D]. Xiamen: Xiamen University, 2017.
- [21] LIBRADO P, ROZAS J. DNASP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data[J]. Bioinformatics, 2009, 25(11): 1451-1452.
- [22] EXCOFFIER L, LISCHER H E L. Arlequin suite ver 3. 5: a new series of programs to perform Population genetics analyses under Linux and Windows [J]. Molecular Ecology Resources, 2010, 10(3): 564-567.
- [23] 中华人民共和国农业部. SC/T 9413-2014 水生生物增殖放流技术规范 大黄鱼[S]. 北京: 中国农业出版社, 2014.
- Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. SC/T 9413-2014 Technical regulation for the stock enhancement of hydrobios-*Larimichthys crocea*[S]. Beijing: China Agriculture Press, 2014.
- [24] 马军凯. 中国近海大黄鱼种质资源现状及群体遗传学分析[D]. 厦门: 厦门大学, 2021.
- MA J K. Germplasm resources and population genetics analysis of *Larimichthys crocea* in the offshore of China [D]. Xiamen: Xiamen University, 2021.
- [25] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 1956-2020 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 1956-2020.
- Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. 1956—2020 China fishery statistical yearbook [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1956-2020.
- [26] 徐汉祥, 周永东. 浙江沿岸大黄鱼放流增殖的初步研究[J]. 海洋渔业, 2003, 25(2): 69-72.
- XU H X, ZHOU Y D. A preliminary study on release and enhancement of large yellow croaker *Pseudosciaena Crocea* in the north coast of Zhejiang [J]. Marine Fisheries, 2003, 25(2): 69-72.
- [27] 李渊, 张丽艳, 张然, 等. 基于 DNA 条形码技术对苍南海域仔稚鱼的物种鉴定[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2017, 47(12): 72-79.
- LI Y, ZHANG L Y, ZHANG R, et al. Identification of several fish larvae based on DNA barcoding in the investigated waters of Cangnan [J]. Periodical of Ocean University of China, 2017, 47(12): 72-79.
- [28] WANG L, SHI X F, SU Y Q, et al. Genetic divergence and historical demography in the endangered large yellow croaker revealed by mtDNA[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2013, 46: 137-144.
- [29] 谌微, 张凤英, 王景, 等. 基于 *COI* 基因序列的东、黄海区野生与养殖大黄鱼遗传多样性分析[J]. 中国水产科学, 2016, 23(6): 1255-1267.
- CHEN W, ZHANG F Y, WANG J. Genetic diversity of wild and cultured populations of *Larimichthys crocea* in the East China Sea and Yellow Sea based on *COI* sequence [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2016, 23(6): 1255-1267.
- [30] GUO L, ZHANG N, YANG J W, et al. Comprehensive assessment of the genetic diversity and population structure of cultured populations of golden pompano, *Trachinotus ovatus* (Linnaeus, 1758), by microsatellites [J]. Aquaculture international, 2018, 26(6): 1445-1457.
- [31] WRIGHT S. Evolution in Mendelian populations [J]. Genetics, 1931, 16(2): 91-159.
- [32] MOORE J W, Semmens B X. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models [J]. Ecology Letters, 2008, 11(5): 470-480.
- [33] HOFFMANN A A, HERCUS M J. Environmental stress as an evolutionary force[J]. BioScience, 2000, 50(3): 217-226.
- [34] SØRENSEN J G, KRISTENSEN T N, LOESCHCKE V. The evolutionary and ecological role of heat shock proteins [J]. Ecology Letters, 2003, 6(11): 1025-1037.
- [35] WANG Y, ZHOU X J, CHEN J J, et al. Climate-induced habitat suitability changes intensify fishing impacts on the life history of large yellow croaker (*Larimichthys crocea*) [J]. Ecology and Evolution, 2022, 12(10): e9342.

A preliminary comparative analysis of genetic diversity in *Larimichthys crocea* progeny from Dachen Island marine waters

CAI Pengyu¹, ZOU QinDong¹, WANG Zhenhua^{1,2}, ZHANG Shouyu^{1,2}

(1.College of Oceanography and Ecological Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2.Technology Research Center of Marine Ranching, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: To gain a deeper understanding of the recovery status of *Larimichthys crocea* (large yellow croaker) resources, this study analyzed four seasons of trawl survey data collected from the Dachen Island region at a local scale during 2020–2021. By comparing the body length parameters of captured wild juvenile *L. crocea* with those of stock-enhanced individuals, we preliminarily identified whether they belonged to wild reproductive populations. Mitochondrial CO I gene sequences were determined for wild adult samples (LCA), wild juvenile samples (LCJ), and copper-net-cultured samples (LCC) from the Dachen Island waters to preliminarily assess the impact of stock enhancement on the genetic structure and diversity of wild *L. crocea* populations. The results showed that wild juvenile *L. crocea* in the study area were predominantly found in spring, with body lengths ranging from 11.24 to 70.00 mm (mean: 33.46 ± 12.9 mm), significantly smaller than the minimum size standard (>5 cm) of stock-enhanced individuals. Wild adults and juveniles exhibited high haplotype diversity and moderate nucleotide diversity ($H_d = 0.516\text{--}0.879$, $P_i = 0.001\ 8\text{--}0.003\ 7$). Genetic differentiation indices revealed minimal divergence among the three populations, with gene flow values ranging from 6.8141 to ∞ , indicating no significant genetic structure differences. Phylogenetic and network analyses demonstrated high genetic relatedness between wild and cultured populations. This study suggests that the wild *L. crocea* population in the Dachen Island waters likely originated from stock enhancement or escapees from net pens, which have successfully reproduced and formed a replenishment population of observable scale. Moreover, these populations exhibit an accumulation of genetic mutations, indicating that the conditions for the recovery of *L. crocea* resources in the Dachen Island waters are gradually being established.

Key words: large yellow croaker; stock enhancement; genetic diversity; mitochondrial CO I gene