

西北太平洋边缘海重要海洋动物分子系统地理学的研究进展*

Molecular Phylogeography of Marine Animals in Marginal Seas of the Northwestern Pacific: A Summary and Prospectiveness

杨梅^{1,2}, 李新正^{1,2**}

YANG Mei^{1,2}, LI Xinzheng^{1,2}

(1. 中国科学院海洋研究所, 山东青岛 266071; 2. 青岛海洋科学与技术国家实验室海洋生物学与生物技术功能实验室, 山东青岛 266071)

(1. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao, Shandong, 266071, China;

2. Marine Biology and Biotechnology Laboratory, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao, Shandong, 266071, China)

摘要:伴随溯祖理论(coalescent theory)的日益完善和分子生物学技术的不断创新,具有学科交叉性的分子系统地理学已成为国际上十分活跃的研究领域,其成果对现今的种内遗传格局、物种形成、生物多样性水平等研究有重要的启示。西北太平洋的边缘海约占世界边缘海的75%,其显著的历史地理过程和复杂的海洋水文环境为海洋生物遗传分化和物种系统地理格局的研究提供了良好的模型。本文对近年来西北太平洋边缘海重要海洋动物门类的分子系统地理学进行简要综述,以期加深对相关物种的遗传多样性水平及种群进化历史的认识,为海洋生物资源的合理开发利用和保护提供必要的理论指导;同时,本文还对分子系统地理学今后的研究重点及其所使用的技术手段进行更深层次地展望。

关键词:分子系统地理学 海洋动物 西北太平洋边缘海

中图分类号:Q347, Q15 **文献标识码:**A **文章编号:**1005-9164(2016)04-0299-08

Abstract: Accompanied by the increasing improvement of coalescent theory and continuous innovation in molecular biological techniques, the molecular phylogeography, has become active international research fields with interdisciplinary nature. And the research achievements have brought important revelation to present studies of intraspecific genetic pattern, speciation and biodiversity. Over 75% of the marginal basins in the modern global ocean are concentrated in the Northwestern Pacific continental margin. These marginal seas have extensive latitudinal range, well-characterized oceanography and dramatic geological history, which provides one of the best model systems for marine biogeographical research. Here we review researches of the intraspecific phylogeography of major marine animals in marginal seas of the Northwestern Pacific, with the aim to deepen the understanding of genetic diversity and population evolution history and to provide the necessary theoretical guidance for protection and reasonable utilization of the living marine animals. Meanwhile, further prospects are highlighted on the future research emphasis and the technical means of molecular phylogeography.

Key words: molecular phylogeography, marine animals, marginal seas of the Northwestern Pacific

收稿日期:2016-05-25

修回日期:2016-07-21

作者简介:杨梅(1985-),女,博士后,主要从事海洋生物群体遗传学和分子系统地理学研究。

* 国家自然科学基金青年基金项目(41506173)资助。

** 通讯作者:李新正(1963-),男,研究员,博士生导师,主要从事海洋生物多样性和底栖生物生态学研究, E-mail:lixzh@qdio.ac.cn。

分子系统地理学 (molecular phylogeography) 是指采用分子生物学技术,在分子水平上探讨种内系统地理格局 (phylogeographic pattern) 的形成机制和演化过程,为揭示种群进化历程和生物地理历史的根本联系提供途径。该学科突破性地融合群体遗传学和系统发生学,并综合分子遗传学、统计学、生态学、古地理学和生物地理学等学科,将种内水平的微进化 (microevolution) 和种上水平的大进化 (macroevolution) 有机结合起来^[1-2]。伴随溯祖理论 (coalescent theory) 的日益完善和分子生物学技术的不断创新,具有学科交叉性的分子系统地理学已成为国际上十分活跃的研究领域,其成果对现今的种内遗传格局、物种形成、生物多样性水平及分布区演变等研究有重要的启示^[3-5]。分子系统地理学目前开展的研究主要有检测种群遗传结构及影响因素;种群历史演化过程的推断,包括基因交流、地理隔离和瓶颈效应等事件^[6-7];遗传多样性保护和隐种 (cryptic species) 的发现^[8-9];寻找生物冰期避难所地点及间冰期物种的迁移扩张路线等^[10-11]。

系统地理学所依赖的遗传标记日趋多样化,已经从传统的形态学、细胞学及生化标记逐步发展至分子标记。相较于其它类型的标记,分子标记具有数量多、遗传稳定、多态性高和检测手段准确快捷等优点。PCR 技术的成熟进一步推动分子标记的发展,除 RFLP、RAPD、AFLP、微卫星和 SNP 外,使用最为广泛的是序列信息标记。DNA 水平的遗传变异多由碱基替换、插入、缺失、易位、倒位以及不同片段间的重组造成。DNA 序列包含的遗传信息丰富,直接测序得到的不同位点序列可通过大型数据库实现共享,满足不同层次的研究需求。基因组各区域往往有不同的遗传方式和进化速率;线粒体 DNA (mtDNA) 是目前分子系统地理学研究中用最频繁的区段,其主要特点是严格遵循母系遗传,几乎不发生重组,进化速率快^[12],在探讨种内微观水平的系统发生关系、研究物种的群体遗传结构等方面具有明显的优势^[13];核糖体 RNA 基因 (NrDNA) 为双亲遗传,能更全面地描绘群体演化的历史轨迹,但鉴于进化速率相对较慢 (约为 mtDNA 的 1/10~1/5)、等位基因测序困难及基因重组带来的溯源问题,目前仅在少量研究中所应用^[2]。不同突变速率、遗传方式及分辨率度的分子标记有助于解决种群结构划分、种类鉴定及高阶分类单元系统发育关系等各水平的遗传分化问题,目前基于不同遗传模式的分子标记组合研究正日益

兴起。

1 西北太平洋边缘海的自然地理环境

西北太平洋的边缘海约占世界边缘海的 75% (文献^[14]),主要包括日本海、渤海、黄海、东海和南海,共跨越三个气候带,拥有多种类型的海岸、河口、岛屿及海底地形地貌,海洋生物区系种类丰富。受更新世冰期-间冰期气候波动 (大致以 10 万年为周期) 及其所引起的环境变迁 (温度、洋流模式及涌升流密度等) 的影响,这些边缘海的面积和结构都发生过巨大的变化^[15]。冰盛期 (glacial maxima),海平面平均下降 120~140 m,海洋生物栖息地急剧收缩,当时的日本海几乎与外界隔绝^[16];渤海和黄海海区的陆架几乎全部露出成为陆地,东海缩减为一狭长的海槽,面积仅为现在的三分之一,而鉴于上述三个海区共享一个大陆架,且没有明显的地理阻隔,可将其看做一个边缘海。南海则变成半封闭的内陆海,仅通过巴士海峡与太平洋相连。此时,中国大陆-台湾岛间的陆桥可能成为阻碍东海和南海海洋生物的地理屏障,台湾-冲绳陆桥则阻碍东海与外太平洋间海洋生物的基因交流,促进异域群体遗传谱系的分化^[17]。冰后期 (postglacial),冰川消融,海平面上升引发海侵,边缘海之间重新连接,各避难所内遗留的海洋生物随之种群扩张,重新占据栖息地^[18]。

西北太平洋的边缘海有着复杂的洋流体系,包含源自大洋的高温高盐水流系和沿岸的低盐水流系。高温高盐水流系主要是指黑潮 (Kuroshio Current) 及其支流和延伸部分。黑潮是北赤道流北向分支的延伸,沿菲律宾东岸向北流动,自台湾以东进入东海,在台湾岛附近分出一支流向西北方向,成为台湾暖流 (Taiwan Warm Current);主流继续流向东北方向,到达东海陡峭的大陆斜坡时,一个分支沿东海大陆架向上移动,大部分转向东,最终从吐噶喇海峡流出东海;另一分支进入东海后,又在九州岛以西分为两支,一支北上经对马海峡进入日本海,称为对马暖流 (Tsushima Current),另一支在济州岛南部折向西北,沿黄海海槽北上,冬季可延伸至渤海海峡,称为黄海暖流 (Yellow Sea Current)^[19]。沿岸的低盐水流系则包括日本沿岸流和中国沿岸流,后者是整个海区环流的重要部分,主要包括黄海沿岸流、东海沿岸流和南海沿岸流等,流向随季节变化,多是由江河入海的径流所组成的低盐水系,它们的存在加强了各边缘海区间的联系^[20]。

2 分子系统地理学的五种格局

西北太平洋边缘海显著的历史地理过程和复杂

的海洋水文环境为海洋生物遗传分化和物种系统地理格局的研究提供了良好的模型^[21]。分子系统地理学的研究核心在于描述种内系统地理格局并探讨其形成的内在机制,揭示群体水平的进化历史。Avise等^[22]在考察大量物种的系统发育与地理分布的相互关系后,总结出分子系统地理格局的五种格局。本文结合 Avise 所提出的五种格局,着重阐述近年来西北太平洋边缘海重要海洋动物门类的分子系统地理学格局,以期加深对相关物种的遗传多样性水平及种群进化历史的认识。

2.1 第一种格局

系统发育有较大分化的类群,在空间上是异域分布的。形成该格局的主要原因,一是长期地理隔离造成基因交流中断,二是扩散能力差、基因交流弱的广布种的中间过渡类型消失。

(1) 软体动物

Kong 和 Li^[21]通过 AFLP 分析发现东海和南海西施舌 (*Coelomactra antiquata*) 群体间存在大量私有等位基因,两谱系间的 16S rRNA 基因序列差异达 6.5%,表明可能存在隐存种,且根据突变速率推算南北谱系间的分化大概发生于三百万年以前 (million years ago, Mya)。Ni 等^[23]采用 mtDNA COI 和 nr ITS1 两种分子标记对日本海、东海和南海三个边缘海的青蛤 (*Cyclina sinensis*) 群体进行遗传分化研究,其结果表明三个谱系存在显著分化;基于 COI 基因的分子钟估算认为三个谱系的分化发生于更新世时期内,东海和南海谱系还经历了明显的群体扩张事件。他们认为更新世冰期边缘海之间的陆桥成为阻碍不同海盆间生物基因交流的地理屏障,各避难所的群体在漫长的进化历程中不断累积突变,最终分化为遗传差异显著的类群;即使冰期结束,各边缘海间重新连接,青蛤有限的扩散能力和沿岸的海洋环流局限也无法改变这种历史格局。另外,在栉江珧 (*Atrina pectinata*)、长蛸 (*Octopus variabilis*) 和短蛸 (*Octopus ocellatus*) 等边缘海群体中也检测到类似的分化^[24-26]。

(2) 甲壳动物

RFLP、mtDNA COI 和 ND2 等分子标记的研究表明日本海和冲绳海域的日本绒螯蟹 (*Eriocheir japonica*) 群体间无共享单倍型,且系统发育存在显著分化^[27]。该作者认为洋流是造成这种遗传格局的主要原因,日本海受黑潮、对马暖流和亲潮影响较大,而冲绳海域仅西侧有黑潮流经,不利于日本绒螯蟹浮游幼虫的扩散^[27]。此外,洋流还影响太平洋和印度洋地区马来小藤壶 (*Chthamalus malayensis*) 的

分子系统地理格局,使其分化成为中国南海、中国台湾和印度洋-马来三个类群^[28]。

(3) 头索动物

形态学的诸多研究均发现中国沿海的白氏文昌鱼 (*Branchiostoma belcheri*) 存在形态上的分化^[29-30],mtDNA 16S rRNA 和 COI 序列更是显示中国南北方白氏文昌鱼的遗传距离高达 17%,与其它物种的种间差异一致^[31]。Xiao 等^[32]基于 mtDNA 多个片段的研究认为,中国南北方白氏文昌鱼的分化已经达到种间水平,根据动物命名法则,应该将北方的白氏文昌鱼命名为青岛文昌鱼 (*B. belcheri tsingtauense*),但这种说法目前在分类学上仍然存在较大争议。

(4) 海洋鱼类

Crosetti 等^[33]对世界范围内 9 个地点的鲷鱼 (*Mugil cephalus*) 样品进行 mtDNA 限制性酶切,聚类分析发现其群体内存在 7 个分化显著的系统发育类群,并与采样地点有明显的对应关系。针对中国沿岸海域的鲷鱼,2009 年 Jamandre 等^[34]采用 mtDNA 控制区开展分子系统地理学研究,发现东海和南海的鲷鱼拥有完全不同的单倍型类群,分属于两个不同的世系。同年,Liu 等^[35]也得出与此类似的结论。通过 mtDNA COI 序列和微卫星标记,Shen 等^[36]对采自西北太平洋 12 个群体的 713 个鲷鱼样品的分子地理格局进行系统研究,其结果亦表明鲷鱼在该范围内存在不同的世系,甚至可以划分为 3 个隐种 (NWP1, NWP2 和 NWP3; NWP = north west pacific),其中 NWP1 的分布范围较广,自俄罗斯至台湾海域,属典型的温带种;NWP2 主要沿黑潮流域分布;NWP3 则主要分布于热带海域,是三者中分化最大的。该作者认为更新世冰期所造成的西北太平洋边缘海的周期性隔离及复杂的环流体系是导致异域成种 (allopatric speciation) 的重要原因,而不同类群间产卵期的时空交错进一步加剧分化的程度。

Han 等^[37]通过 mtDNA 细胞色素 b 和控制区片段对西北太平洋沿岸 12 个白姑鱼 (*Pennahia argentata*) 群体进行分析,认为更新世冰期边缘海的隔离使得日本和中国的群体分化为两个不同的世系,而洋流、水温及东海的深海沟为维持当前的分化提供必要条件。在斑鲷 (*Konosirus punctatus*) 的相关研究中也得到类似的结果,高度分化的中日群体间无基因交流,推算两个世系分化于 1.42 Mya 的更新世,有限的扩散能力使群体间的差异得以维持^[38]。

西北太平洋海域玉筋鱼 (*Ammodytes personatus*) 的分子系统地理学研究亦表明该区域内的玉筋

鱼群体分属南北两个类群,相互间无基因交流,线粒体全基因组的分析甚至认为两者的分化已达到种的水平^[39-40]。日本群岛中部的仙台湾是南、北类群的分界线,南方类群主要分布于黑潮和对马暖流经过的海域,北方群体的分布范围则在寒流流经区域。两个类群的分化发生于 0.92 Mya,与更新世冰期循环事件吻合,此时的日本海成为内海,与其它边缘海间的连接海峡成为陆桥,日本海域的玉筋鱼群体与太平洋一侧群体间产生地理隔离,基因交流中断,各自在遗传上独立进化并适应不同的水温,逐渐形成系统发育树上分化较大的世系分支^[40]。

2.2 第二种格局

系统发育有较大分化的类群,在空间上却是同域分布的,多见于历史上异域分化的类群再次混合后,即生活在同一区域但由于之前长期的基因交流中断而导致的群体间生殖隔离。

Liu 等^[41]对西北太平洋 9 个梭鱼 (*Chelon haematocheilus*) 群体的 mtDNA 控制区序列进行分析,发现日本海、东海和南海群体于更新世中晚期产生显著分化,群体间的基因交流非常有限,三个单倍型类群在不同海域的分布频率也有很大差异,而冰后期不同海域的梭鱼群体因扩散作用重新混合,出现三个类群同域分布的现象。

2.3 第三种格局

系统发育连续的类群,空间分布也连续,特点是基因谱系的枝长很短,种群间存在广泛的基因流。

(1) 多毛类

通过 mtDNA COI 数据分析渤海、黄海、东海和南海双齿围沙蚕群体的地理格局,发现其在系统进化树和单倍型网络图上都没有出现相应的地理分支^[42]。

(2) 甲壳动物

Cheang 等^[43]采用 mtDNA COI、12S rRNA、16S rRNA 以及 nr ITS1 多种标记,分析西北太平洋沿岸东方小藤壶 (*Chthamalus challengerii*) 的地理格局,发现该物种不存在与海区或者避难所相对应的遗传分化,但序列及化石证据均支持该物种在更新世中期经历过种群扩张及迁移,大约是从东海或者日本太平洋沿岸向日本海迁移。

(3) 海洋鱼类

Liu 等^[44]对日本鳀 (*Engraulis japonicus*) mtDNA 控制区序列的研究显示其在西北太平洋分布范围内不存在显著的群体遗传结构,不同地理群体间的单倍型无分化,这可能是该物种浮游性的卵和幼体具有较强扩散能力所致。斯氏美首鳀

(*Glyptocephalus stelleri*) 与日本鳀的生活史相近, mtDNA 控制区序列表明其在鄂霍次克海、日本海和外太平洋的群体间无分化,鉴于斯氏美首鳀的成体缺乏远距离洄游的能力,洋流和季风成为不同群体间同质性的主要原因^[45]。李宁^[40]利用三种分子标记 (mtDNA 控制区序列、AFLP 和微卫星) 对中日海域软骨鱼类赤魮 (*Dasyatis akajei*) 的系统地理格局进行分析,结果显示赤魮群体间不存在明显的谱系结构,单倍型在地域上呈连续分布,并经历更新世的群体扩张事件。但赤魮在近岸连续生境中却具有显著的遗传结构,群体间的基因交流有限。由于赤魮的基础生物学资料非常匮乏,生活史特征在塑造群体遗传结构及系统地理格局中的作用还不清楚,因此未能解释上述现象。其它如黄海和东海的黄姑鱼 (*Nibea albiflora*)^[46]、小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*)^[47]、西北太平洋的大头鳕 (*Gadus macrocephalus*)^[48]、黄海和日本海的高眼鲷 (*Cleisthenes Herzensteini*)^[45]、东海和南海的带鱼 (*Trichiurus japonicus*)^[45]、中国沿海的竹荚鱼 (*Trachurus japonicus*)^[49]也都属于第三种系统地理格局模式。

2.4 第四种格局

系统发育连续的类群,地理分布不同,主要特点是单倍型间关系紧密,但地域分布却呈现一定格局。产生这种格局的主要原因是关系很近的种群由于发生替代 (vicariance) 而占据不同的地域,但时间并不长;种群内部新产生的突变仅局限于局部范围,未在种群间散布。这种模式或可理解为传统种群遗传学中的岛屿模型^[50]。

2.5 第五种格局

系统发育连续的类群,空间分布具有部分连续性,是第三种格局和第四种格局的中间类型,主要是由于地理种群间存在中度水平的基因流,使得一些单倍型具有广泛的地理分布,而稀有单倍型只占据特定区域。

从之前的研究结果来看,第四种格局和第五种格局的系统地理格局在海洋动物中较少见。仅有中国沿海日本鳀 (*Charybdis japonica*) 群体的格局属于第五种格局, mtDNA COI 基因研究表明单倍型间不存在明显的谱系分支,14 个单倍型中只有 H1 单倍型为所有群体所共有,并在数量上占明显优势,但从南至北, H1 的频率呈下降趋势,在北部群体中发现相对本地化的单倍型 H2,可能是大洋环流及长江口冲淡水限制南北群体间广泛的基因交流^[51]。

3 海洋动物分子系统地理格局的影响因素

海洋动物现今的分子系统地理格局是由海洋历史地理条件变化、海洋环流及自身的生活史特征等多个进化机制共同塑造的。第四纪剧烈的气候波动和频繁的冰期循环使许多物种的分布范围经历了收缩和扩张,并对物种遗传多样性和群体遗传结构都产生巨大的影响^[3]。冰盛期,海平面降幅达百余米,生物栖息地急剧缩减,各边缘海避难所内的幸存物种因隔离而产生遗传分化,在足够长的时间内,这些分化不断累积,逐渐在种、亚种或者群体水平上产生生物地理上的不连续性甚至中断。例如,Liu等^[52]认为更新世冰期日本海和东海的隔离是造成鲈鱼(*Lateolabrax japonicus*)和花鲈(*L. maculatus*)分化的主要原因,冰川消融海平面上升后,各边缘海之间重新连接,多数海洋生物经历种群扩张,产生分化的不同群体间发生二次连接(secondary contact)而重新混合。群体间重新混合可能会消除之前因隔离而积累的遗传差异,在毗邻海区形成谱系接触带^[53];亦有可能彼此间产生较大的遗传分化形成系统发育上不连续的类群甚至形成新种^[54]。mtDNA控制区序列显示,日本鲈(*Scomber japonicus*)在西北太平洋海域内的群体间存在两个显著分化的系统发育类群,二次连接后的混合使得这两个类群在不同地理群体内的分布频率无差异^[55]。

海洋动物自身的生活史特征对于系统地理格局的形成也有重要作用。对于具有浮游生活史或能够进行远距离洄游的动物来说,海洋锋面系统和海洋环流能促进物种的远距离扩散及群体间遗传同质性的产生。双斑螭(*Charybdis bimaculata*)是黄东海大型底栖动物群落结构中的优势种,通过mtDNA COI序列的分子系统地理格局研究表明两海区的双斑螭群体间无显著遗传分化,单倍型间的系统发育连续,主要原因是该物种浮游期的幼体扩散能力很强,群体间基因交流水平较高^[56]。分子系统地理学研究表明中日海域的澳洲鲈(*Scomber australasicus*)群体间无明显的单倍型类群分化,单倍型在地域分布上也是连续的,推测主要是因为其成鱼有长距离洄游习性,扩散能力强,不同地理种群间存在高频率的基因交流^[57]。许氏平鲈(*Sebastes schlegelii*)的成体营恋礁性生活,不进行洄游,但多种分子标记发现西北太平洋不同地理群体间无明显的谱系分化,这与其自身生态习性有关:许氏平鲈摄食藻类,利用漂流海藻群生活,依靠洋流完成基因库的共享^[58]。

在广阔的海洋环境中,地理隔离、栖息地的不连

续性及河口冲淡水等因素也都会对海洋动物的系统地理格局产生影响。通过斑尾复鰕虎鱼(*Synechogobius ommaturus*)的mtDNA控制区序列的分析认为,韩国和中国沿海的群体间存在距离隔离模式(isolation by distance,IBD),即遗传差异随群体间距离的增加而增加^[49]。Dong等^[59]对采自黄海、东海和南海的嫁虫戚(*Cellana toreuma*)群体进行分子系统地理学研究发现,长江冲淡水的地理屏障作用阻碍其幼体在南北方之间的扩散,从而最终导致黄海群体与其他群体明显不同。

海洋动物现今的系统地理格局不仅受上述各因素的影响,人类活动对其影响也越来越大。近几十年来,许多经济价值较高种类的人工育苗、养殖及增殖放流等产业蓬勃发展,养殖群体大量投放到特定海区,可能会与遗传差异显著的自然群体发生混合,造成谱系间遗传构成的改变。例如,mtDNA COI和nr ITS1标记表明东海和南海的泥蚶(*Tegillarca granosa*)群体间出现的遗传格局混乱,便极有可能是人为易位养殖而非自然扩散造成的。双壳类的繁殖是典型的“sweepstakes”模式,即很少的引种后成功生存的个体也可以产生大量的下一代个体,从而极大地改变当地群体的遗传组成和结构。虽没有完整的数据记载,但自19世纪80年代起大量泥蚶种苗和成体便开始频繁的从北方省份(例如山东)运往南方,然后在沿岸滩涂进行养殖,造成不同地理群体在谱系上的迅速混合^[60]。

4 展望

西北太平洋边缘海已知的海洋生物种类超过两万种,但研究重点多集中于具有较高渔业价值的鱼类、虾蟹类和贝类等少数种类。今后应侧重研究一些分布广泛但经济价值低的物种,它们的分子系统地理格局或许能够更准确地追溯特定区域生物区系的历史演化进程,在系统发生、隐存种等方面可能会有新的发现。同时,可利用获得的分子系统地理学知识来评估物种的遗传多样性水平,以此来划定合理的保护区并制定相应的保护策略。此外,应广泛开展比较系统地理学(comparative phylogeography)的研究,加强对同域分布物种遗传多样性和遗传结构的比较和归纳,深入认识物种分子系统地理格局的普遍规律和形成机制,在地域水平揭示物种进化的历史进程。

目前国际上基于SNP和高通量测序的分子系统地理学研究正不断涌现,但国内的分析仍多以mtDNA为主。今后应逐步结合核基因标记及古生物学研究,从单一分子标记发展至互不连锁的多分子

标记,以检验核基因和细胞器基因进化的一致性,增加进化事件时间估算的准确性。在采样策略上也应该覆盖更多的地理群体,每组群体包含足够的个体,才能全面提升研究层次,得出更为可信的研究结果。

参考文献:

- [1] AVISE J C. The history and pureview of phylogeography: A personal reflection[J]. *Molecular Ecology*, 1998, 7(4): 371-379.
- [2] AVISE J C. Phylogeography: Retrospect and prospect [J]. *Journal of Biogeography*, 2009, 36(1): 3-15.
- [3] AVISE J C. *Phylogeography: The History and Formation of Species*[M]. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2000: 1-464.
- [4] LAMBECK K, ESAT T M, POTTER E K. Links between climate and sea levels for the past three million years[J]. *Nature*, 2002, 419(6903): 199-206.
- [5] EPPS C W, KEYGHOBADI N. Landscape genetics in a changing world: Disentangling historical and contemporary influences and inferring change[J]. *Molecular Ecology*, 2015, 24(24): 6021-6040.
- [6] ARBOGAST B S, KENAGY G J. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography[J]. *Journal of Biogeography*, 2001, 28(7): 819-825.
- [7] RIESGO A, TABOADA S, AVILA C. Evolutionary patterns in Antarctic marine invertebrates: An update on molecular studies[J]. *Marine Genomics*, 2015, 23: 1-13.
- [8] GAO T X, JI D P, XIAO Y S, et al. Description and DNA barcoding of a new sillago species, *Sillago sinica* (Perciformes: Sillaginidae), from coastal waters of China[J]. *Zoological Studies*, 2011, 50(2): 254-263.
- [9] VARGAS S M, JENSEN M P, HO S Y W, et al. Phylogeography, genetic diversity, and management units of hawksbill turtles in the Indo-Pacific[J]. *Journal of Heredity*, 2016, 107(3): 199-213.
- [10] BEATTY G E, PROVAN J. Phylogeographic analysis of North American populations of the parasitic herbaceous plant *Monotropa hypopitys* L. reveals a complex history of range expansion from multiple late glacial refugia[J]. *Journal of Biogeography*, 2011, 38(8): 1585-1599.
- [11] RECUERO E, GARCÍA-PARÍS M. Evolutionary history of *Lissotriton helveticus*: Multilocus assessment of ancestral vs. recent colonization of the Iberian Peninsula[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2011, 60(1): 170-182.
- [12] BROWN W M, JR GEORGE M, WILSON A C. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1979, 76(4): 1967-1971.
- [13] 于旭蓉, 仇雪梅, 柳晓瑜, 等. 线粒体 DNA 多态性在海洋动物群体遗传结构研究中的应用[J]. *生物技术通报*, 2011(10): 49-54.
- YU X R, QIU X M, LIU X Y, et al. Application of research on marine animals' population genetic structure using mitochondrial DNA polymorphism[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2011(10): 49-54.
- [14] TAMAKI K, HONZA E. Global tectonics and formation of marginal basins: Role of the western Pacific[J]. *Episodes*, 1991, 14(3): 224-230.
- [15] WANG P X. Response of western Pacific marginal seas to glacial cycles: Paleoceanographic and sedimentological features[J]. *Marine Geology*, 1999, 156(1/2/3/4): 5-39.
- [16] KITAMURA A, TAKANO O, TAKATA H, et al. Late Pliocene-early Pleistocene paleoceanographic evolution of the Sea of Japan[J]. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 2001, 172(1/2): 81-98.
- [17] VORIS H K. Maps of pleistocene sea levels in Southeast Asia: Shorelines, river systems and time durations [J]. *Journal of Biogeography*, 2000, 27(5): 1153-1167.
- [18] MCMANUS J W. Marine speciation, tectonics, and sea-level changes in Southeast Asia [C]// *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti*, 1985, 4: 133-138.
- [19] HSUEH Y, WANG J, CHERN C S. The intrusion of the Kuroshio across the continental shelf northeast of Taiwan[J]. *Journal of Geophysical Research*, 1992, 97(C9): 14323-14330.
- [20] 苏纪兰. 中国近海的环流动力机制研究[J]. *海洋学报*, 2001, 23(4): 1-16.
- SU J L. A review of circulation dynamics of the coastal oceans near China[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2001, 23(4): 1-16.
- [21] KONG L F, LI Q. Genetic evidence for the existence of cryptic species in an endangered clam *Coelomacra antiquata* [J]. *Marine Biology*, 2009, 156(7): 1507-1515.
- [22] AVISE J C, ARNOLD J, BALL R M, et al. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1987, 18: 489-522.
- [23] NI G, LI Q, KONG L F, et al. Phylogeography of bivalve *Cyclina sinensis*: Testing the historical glaciations and Changjiang River outflow hypotheses in northwestern Pacific [J]. *Plos One*, 2012, 7(11): e49487.

- [24] LIU J, LI Q, KONG L F, et al. Cryptic diversity in the pen shell *Atrina pectinata* (Bivalvia: Pinnidae): High divergence and hybridization revealed by molecular and morphological data [J]. *Molecular Ecology*, 2011, 20(20):4332-4345.
- [25] 李焕, 吕振明, 常抗美, 等. 中国沿海长蛸群体 16S rRNA 基因的遗传变异研究[J]. *浙江海洋学院学报: 自然科学版*, 2010, 29(4):325-330.
- LI H, LV Z M, CHANG K M, et al. Genetic variation in different populations of *Octopus variabilis* in China coastal waters based on the 16S rRNA gene analysis [J]. *Journal of Zhejiang Ocean University: Natural Science*, 2010, 29(4):325-330.
- [26] 吕振明, 李焕, 吴常文, 等. 基于 16S rDNA 序列的中国沿海短蛸种群遗传结构[J]. *中国水产科学*, 2011, 18(1):29-37.
- LV Z M, LI H, WU C W, et al. Population genetic structure of *Octopus ocellatus* in coastal waters of China based on 16S rDNA sequence[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2011, 18(1):29-37.
- [27] WANG Y J, HAN Z Q, SHUI B N, et al. Genetic population structure of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* in Japanese islands[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2009, 8(6):1009-1015.
- [28] TSANG L M, CHAN B K K, WU T H, et al. Population differentiation in the barnacle *Chthamalus malayensis*: Postglacial colonization and recent connectivity across the Pacific and Indian Oceans[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 364:107-118.
- [29] 曹玉萍, 闫路娜, 谢松, 等. 昌黎海区文昌鱼初步调查[J]. *动物学杂志*, 2001, 36(3):10-13.
- CAO Y P, YAN L N, XIE S, et al. Preliminary investigation of *Amphioxus* in Changli[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2001, 36(3):10-13.
- [30] 闫路娜, 左惠凯, 曹玉萍. 文昌鱼秦皇岛、青岛和厦门地理种群形态特征的分化[J]. *动物学研究*, 2005, 26(3):311-316.
- YAN L N, ZUO H K, CAO Y P. Divergence in Qinhuangdao, Qingdao and Xiamen geographical populations of amphioxus (*Branchiostoma belcheri* Gray) based on morphological characters analysis[J]. *Zoological Research*, 2005, 26(3):311-316.
- [31] NOHARA M, NISHIDA M, MANTHACITRA V, et al. Ancient phylogenetic separation between Pacific and Atlantic cephalochordates as revealed by mitochondrial genome analysis[J]. *Zoological Science*, 2004, 21(2):203-210.
- [32] XIAO Y S, ZHANG Y, GAO T X, et al. Phylogenetic relationships of the lancelets of the genus *Branchiostoma* in China inferred from mitochondrial genome analysis[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2008, 7(21):3845-3852.
- [33] CROSETTI D, NELSON W S, AVISE J C. Pronounced genetic structure of mitochondrial DNA among populations of the circumglobally distributed grey mullet (*Mugil cephalus*) [J]. *Journal of Fish Biology*, 1994, 44(1):47-58.
- [34] JAMANDRE B W, DURAND J D, TZENG W N. Phylogeography of the flathead mullet *Mugil cephalus* in the north-west Pacific as inferred from the mtDNA control region [J]. *Journal of Fish Biology*, 2009, 75(2):393-407.
- [35] LIU J Y, BROWN C L, YANG T B. Population genetic structure and historical demography of grey mullet, *Mugil cephalus*, along the coast of China, inferred by analysis of the mitochondrial control region [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2009, 37(5):556-566.
- [36] SHEN K N, JAMANDRE B W, HSU C C, et al. Pliocene sea level and temperature fluctuations in the northwestern Pacific promoted speciation in the globally-distributed flathead mullet *Mugil cephalus* [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2011, 11:83.
- [37] HAN Z Q, GAO T X, YANAGIMOTO T, et al. Deep phylogeographic break among white croaker *Pennahia argentata* (Sciaenidae, Perciformes) populations in northwestern Pacific [J]. *Fisheries Science*, 2008, 74(4):770-780.
- [38] 应一平. 斑鲈和青鳞小沙丁鱼的种群遗传结构与分子系统地理学研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2011.
- YING Y P. Population Genetic Structure and Molecular Phylogeography of *Konosirus punctatus* and *Sardinella zunasi* [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2011.
- [39] HAN Z Q, YANAGIMOTO T, ZHANG Y P, et al. Phylogeography study of *Ammodytes personatus* in northwestern Pacific: Pleistocene isolation, temperature and current conducted secondary contact [J]. *Plos One*, 2012, 7(5):e37425.
- [40] 李宁. 玉筋鱼和赤魃的分子系统地理学研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2014.
- LI N. Molecular Phylogeography of Sand Lance and the Red Stingray in the Northwestern Pacific [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2014.
- [41] LIU J X, GAO T X, WU S F, et al. Pleistocene isolation in the Northwestern Pacific marginal seas and limited dispersal in a marine fish, *Chelon haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) [J]. *Molecular Ecology*, 2007, 16(2):275-288.

- [42] 刘莹. 双齿围沙蚕的分子系统地理学研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2014.
LIU Y. Molecular Phylogeography of *Perinereis aibuhitensis* [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2014.
- [43] CHEANG C C, TSANG L M, NG W C, et al. Phylogeography of the cold-water barnacle *Chthamalus challengerii* in the north-western Pacific: Effect of past population expansion and contemporary gene flow[J]. Journal of Biogeography, 2012, 39(10): 1819-1835.
- [44] 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 (*Engraulis australis*) [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2006, 40(3): 712-723.
- [45] 肖永双. 西北太平洋五种海洋鱼类的分子系统地理学研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2010.
XIAO Y S. Molecular Phylogeography of Six Marine Fishes in the Northwestern Pacific[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2010.
- [46] HAN Z Q, GAO T X, YANAGIMOTO T, et al. Genetic population structure of *Nibeia albiflora* in Yellow Sea and East China Sea[J]. Fisheries Science, 2008, 74(3): 544-552.
- [47] XIAO Y S, ZHANG Y, GAO T X, et al. Genetic diversity in the mtDNA control region and population structure in the small yellow croaker *Larimichthys polyactis* [J]. Environmental Biology of Fishes, 2009, 85(4): 303-314.
- [48] LIU M, LU Z C, GAO T X, et al. Remarkably low mtDNA control-region diversity and shallow population structure in Pacific cod *Gadus macrocephalus* [J]. Journal of Fish Biology, 2010, 77(5): 1071-1082.
- [49] 宋娜. 西北太平洋两种海洋鱼类的分子系统地理学研究及分子标记在褐牙鲆增殖放流中的应用[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2011.
SONG N. Molecular Phylogeography of Two Marine Fishes in Northwestern Pacific and Application of Molecular Marker in Fishery Stock Enhancement of *Paralichthys olivaceus* [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2011.
- [50] 王静, 李明, 魏辅文, 等. 分子系统地理学及其应用[J]. 动物分类学报, 2001, 26(4): 431-439.
WANG J, LI M, WEI F W, et al. Molecular phylogeography and applications[J]. Acta Zootaxonomica Sinica, 2001, 26(4): 431-439.
- [51] HAN Z Q, ZHENG W, ZHU W B, et al. A barrier to gene flow in the Asian paddle crab, *Charybdis japonica*, in the Yellow Sea[J]. ICES Journal of Marine Science, 2015, 72(5): 1440-1448.
- [52] LIU J X, GAO T X, YOKOGAWA K, et al. Differential population structuring and demographic history of two closely related fish species, Japanese sea bass (*Lateolabrax japonicus*) and spotted sea bass (*Lateolabrax maculatus*) in northwestern Pacific[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2006, 39(3): 799-811.
- [53] COOPE G R. Late Cenozoic fossil Coleoptera: Evolution, biogeography and ecology[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1979, 10(4): 247-267.
- [54] HEWITT G M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 1996, 58(3): 247-276.
- [55] CHENG J, YANAGIMOTO T, SONG N, et al. Population genetic structure of chub mackerel *Scomber japonicus* in the northwestern Pacific inferred from microsatellite analysis [J]. Molecular Biology Reports, 2014, 42(2): 373-382.
- [56] HAN Z Q, ZHENG W, CHEN G B, et al. Population genetic structure and larval dispersal strategy of portunid crab *Charybdis bimaculata* in Yellow sea and East China Sea[J]. Mitochondrial DNA, 2013, 26(3): 402-408.
- [57] 程娇. 西北太平洋两种鲈属鱼类的分子系统地理学研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.
CHENG J. Molecular Phylogeography of Two *Scomber* Species in Northwestern Pacific [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013.
- [58] 张辉. 西北太平洋两种卵胎生鱼类(许氏平鲷和褐菖鲷)的分子系统地理学研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.
ZHANG H. Molecular Phylogeography of Two Marine Ovoviviparous Fishes in Northwestern Pacific [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013.
- [59] DONG Y W, WANG H S, HAN G D, et al. The impact of Yangtze River discharge, ocean currents and historical events on the biogeographic pattern of *Cellana toreuma* along the China coast[J]. Plos One, 2012, 7(4): e36178.
- [60] NI G, LI Q, KONG L F, et al. Phylogeography of the bivalve *Tegillarca granosa* in coastal China: Implications for management and conservation[J]. Marine Ecology Progress Series, 2012, 452: 119-130.

(责任编辑: 米慧芝)