

粤东海域褐菖鲉种群线粒体 DNA 控制区序列 变异及其在平鲉亚科中的分类地位

苏天凤 江世贵 张殿昌 周发林 黄建华 朱彩艳 杨丽诗

(中国水产科学研究院南海水产研究所, 广州 510300)

摘 要 对捕自粤东海域的 47 尾野生褐菖鲉 *Sebastiscus marmoratus* 线粒体 DNA 控制区序列进行了扩增和序列变异分析, 并结合 GenBank 中 10 种其他平鲉亚科的同源序列, 分析了平鲉亚科的分子系统。结果表明, 所获序列长度在 538~544 bp 之间, 具 69 个碱基替换位点和 36 个插入/缺失位点; 控制区碱基组成中, A、T、C、G 含量分别为 34.5%、29.0%、15.8%、20.7%。共检测到 38 个单倍型。该种群的单倍型多样性(Hd)和核苷酸多样性(Pi) 分别为 0.978 和 0.019 2。以鲉亚科棘鲉 *Hoplosebastes armatus* 作为外群构建的分子系统树显示, 褐菖鲉为 11 种平鲉亚科中较早分化出的种, 位于进化树的基部; 平鲉亚科为单系群, 分为 4 个分支, 分别为平鲉属 *Sebastes*、菖鲉属 *Sebastiscus*、眶棘鲉属 *Hozukius* 和无鳔鲉属 *Helicolenus*, 与传统的分类地位一致。研究结果表明, 控制区序列不仅适合褐菖鲉种群遗传多样性研究, 同样也适合分子系统发育研究。

关键词 褐菖鲉 线粒体 DNA 遗传变异 分子系统

中图分类号 S917 **文献标识码** A **文章编号** 1000-7075(2012)02-0001-08

Genetic diversity of *Sebastiscus marmoratus* in eastern Guangdong coastal waters and its taxonomic status in Sebastidae

SU Tian-feng JIANG Shi-gui ZHANG Dian-chang ZHOU Fa-lin
HUANG Jian-hua ZHU Cai-yan YANG Li-shi

(South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300)

ABSTRACT The gene fragments of mitochondrial DNA control region of 47 individuals of *Sebastiscus marmoratus* from eastern Guangdong coastal waters were amplified, sequenced and analyzed. By comparing with 10 corresponding D-loop gene sequences of Sebastidae from GenBank, the taxonomic status of Sebastidae was examined. Fragments (538~544 bp) of control region in mtDNA from 47 individuals of *S. marmoratus* were determined. A total of 69 variable nucleotide sites and 36 sites with gaps/missing were found and 38 haplotypes were defined. The relative amounts of A, T, C and G bases were 34.5%, 29.0%, 15.8% and 20.7%, respectively. The average number of haplotype diversity (Hd) and nucleotide diversity (Pi) were 0.978 and 0.019 2, respectively. The molecular phylogenetic trees of Sebastidae constructed with *H.*

armatus as outgroup showed that *S. marmoratus* was basal in the tree and differentiated earlier from their common ancestor. Sebastidae was monophyletic and 11 species were divided into four clades including genus *Sebastes*, *Sebastiscus*, *Hozukius* and *Helicolenus*, which was consistent with the traditional taxonomic results. In conclusion, mtDNA control region is suitable for the analysis of *S. marmoratus* not only in population genetic diversity but also in phylogenetic relationship.

KEY WORDS *Sebastiscus marmoratus* Mitochondrial DNA Genetic diversity
Phylogeny

褐菖鲈 *Sebastiscus marmoratus* 隶属于硬骨鱼纲 Osteichthyes、鲈形目 Scorpaeniformes、鲈科 Scorpaenidae、平鲈亚科 Sebastidae、菖鲈属 *Sebastiscus*，主要分布于日本、朝鲜、我国南海、东海、黄海、渤海及菲律宾沿海，为近岸岩礁性底层经济鱼类，具有较好的开发前景，是开展渔业资源增殖、发展游钓渔业的优良品种(吴常文 1999)。平鲈亚科分为 4 个属：平鲈属 *Sebastes*、眶棘鲈属 *Hozukius*、无鳔鲈属 *Helicolenus* 和菖鲈属 *Sebastiscus*。早期的分类只包含前 3 个属，法国博物学家 Cuvier(1829)将褐菖鲈归在平鲈属类，命名为 *Sebastes marmoratus*。Jordan 等(1904)定义了一个新属——菖鲈属 *Sebastiscus*，并将褐菖鲈归在菖鲈属，菖鲈属的提出得到了 Matsubara 的支持，认为平鲈属与菖鲈属的椎骨数、鱼鳔及第二眶下骨不同。1978 年，根据菖鲈属和平鲈属鱼类背鳍基部周围的斑点大小和位置的相似的特点，Barsukov 等(1978)提出了菖鲈亚属的定义，但是并未被学界接受，目前仍将菖鲈属作为一个有效的属名。

DNA 是物种进化的忠实记录者。研究物种 DNA 遗传信息可以再现物种的进化历程，为物种的系统演化提供分子证据(马春艳等 2009)。线粒体 DNA(Mitochondrial DNA, mtDNA)以其较快的进化速率、较高的拷贝数、严格的母系遗传等优势特征已经成为群体遗传学和分子系统学研究的重要工具之一，其中控制区(Control region)序列因其进化速率最快，在群体遗传、谱系关系和谱系地理学(Phylogeography)的研究中已得到广泛应用(毛阳丽等 2010;张 燕等 2003;郭新红等 2004;赫崇波等 2007;Lee *et al.* 1995)。

本研究拟对采自中国南海粤东海域 47 尾褐菖鲈的线粒体 DNA 控制区序列第一高变区基因片段扩增并直接测序，对序列的变异及种群的遗传多样性进行分析，以期为褐菖鲈的种质调查提供遗传参数，为种质资源的合理开发利用提供参考资料。同时结合 GenBank 中 10 种其他平鲈亚科的同源序列，建立了平鲈亚科的分子系统，探讨了平鲈亚科鱼类间的分类地位和进化关系，与形态学研究进行相互印证，以期从 DNA 水平为其系统进化提供依据。

1 材料和方法

1.1 材料

2009 年 12 月 11 日取 47 尾褐菖鲈，均来自海洋渔业捕捞船。采集鉴定后，取背部肌肉用 95%酒精固定保存待用。其他 11 种平鲈亚科鱼类及外群序列来自 GenBank(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)，序列号见表 1。

1.2 方法

1.2.1 基因组 DNA 提取

采用 TIANGEN 海洋动物组织基因组 DNA 试剂盒提取基因组 DNA，参照试剂盒的说明书进行全基因组 DNA 的提取。

1.2.2 引物合成

根据 Hyde 等(2007)合成了一对引物。引物序列：D-RF；5'-CCT GAA AAT AGG AAC CAA ATG CCA

G-3' 和 Thr-RF;5'-GAG GAY AAA GCA CTT GAA TGA GC-3'。

表 1 平鲈亚科鱼类材料和数据来源

Table 1 The DNA source of Sebastidae fishes

亚科 Subfamily	属 Genera	种类 Species	GenBank 登录号 GenBank accession number	
平鲈亚科 Sebastidae	平鲈属 <i>Sebastes</i>	黄尾平鲈 1 <i>S. flavidus</i> 1	EU272892	
		黄尾平鲈 2 <i>S. flavidus</i> 2	EU272888	
		寡平鲈 1 <i>S. entomelas</i> 1	EU272889	
		寡平鲈 2 <i>S. entomelas</i> 2	EU272890	
		眼点平鲈 1 <i>S. oculatus</i> 1	GU136719	
		眼点平鲈 2 <i>S. oculatus</i> 2	GU136720	
		南非平鲈 1 <i>S. capensis</i> 1	GU136694	
		南非平鲈 2 <i>S. capensis</i> 2	GU136695	
		锉头平鲈 <i>S. ruberrimus</i>	EU008930	
		断斑平鲈 <i>S. scythropus</i>	AB073085	
		眶棘鲈属 <i>Hozukius</i>	眶棘鲈 <i>H. emblemarius</i>	DQ6786021
		无鳔鲈属 <i>Helicolenus</i>	黑腹无鳔鲈 <i>H. dactylopterus</i>	AY563096
			无鳔鲈 1 <i>H. hilgendorfi</i> 1	NC003195
			无鳔鲈 2 <i>H. hilgendorfi</i>	AP002948
			小无鳔鲈 <i>H. avius</i>	DQ678608
			伦氏无鳔鲈 1 <i>H. lengerichiz</i> 1	AY927929
			伦氏无鳔鲈 2 <i>H. lengerichiz</i> 2	AY927930
鲈亚科 Scorpaeninae	棘鲈属 <i>Hoplosebastes</i>	棘鲈 <i>H. armatus</i>	NC-013181	

1.2.3 PCR 反应条件及电泳检测

扩增反应总体积为 50 μ l, 10 \times PCR Buffer(TaKaRa, 含 Mg^{2+}) 5 μ l, 2.5 mmol/L(TaKaRa)的 dNTP 混合液 4 μ l, 10 μ mol/L 引物各 2 μ l, *Taq* 酶(5 U/ μ l) 0.3 μ l, 1 μ l DNA 模板(20 ng/ μ l), 补充超纯水至终体积 50 μ l。扩增参数:94 $^{\circ}$ C 变性 2 min, 之后进行 35 个循环(94 $^{\circ}$ C 45 s, 50 $^{\circ}$ C 45 s, 72 $^{\circ}$ C 60 s), 最后 72 $^{\circ}$ C 延伸 7 min。

1.2.4 PCR 产物的处理

取 4 μ l PCR 扩增产物用 1% 的琼脂糖凝胶电泳分离, EB 染色, 凝胶成像系统拍照记录; 分子量标准为 DL2000(TaKaRa)。经检测为预期大小片段的 PCR 片段通过电泳割胶回收纯化, 纯化产物用 M13 引物在自动测序仪(Applied Biosystems 3730, 上海英潍捷基)正反双向测序, 以保证所测序列的准确性。

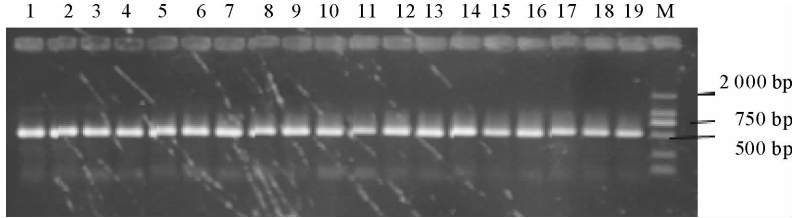
1.2.5 数据分析

在 NCBI 网站通过 Blastn 验证所得序列, 应用 CLUSTAL X 软件(Thompson *et al.* 1997)进行多重序列的比对, 并辅以人工校正; 利用 MEGA Version 4.0 软件(Tamura *et al.* 2007), 以鲈亚科棘鲈 *Hoplosebastes armatus* 为外群, 使用非加权组平均法(Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic means, UPGMA)和邻接法(Neighbor-joining, NJ)构建分子系统发育树, 替代模型采用 Kimura 双参数法, 系统树分支的置信度采用自举检验(Bootstrap test), 重复检测 1 000 次; 用 DnaSP 4.0 软件(Rozas *et al.* 2003)统计单倍型多样性(*Hd*)、核苷酸多样性(*Pi*)和标准差(\pm SD); 通过 Arlequin 3.01 软件中的 Tajima's D 值和 Fu's *Fs* 分析历史种群动态(Excoffier *et al.* 2005)。

2 结果与分析

2.1 褐菖鲉线粒体 DNA 控制区序列扩增

47 条褐菖鲉线粒体控制区序列均能被稳定扩增,PCR 产物经 1.5% 的琼脂糖凝胶电泳检测均获得 1 条清晰的条带。图 1 显示了部分样本(19 个个体)的扩增条带,条带大小约为 550 bp,与预期大小一致。



1~19. D-loop 区扩增片段;M. DL2000 marker

1~19. Product of D-loop region;M. DL2000 marker

图 1 19 个褐菖鲉线粒体 DNA D-loop 区扩增产物电泳

Fig. 1 Agarose gel electrophoresis pattern of mtDNA D-loop region in 19 *S. marmoratus* samples

在 NCBI 核酸序列数据库中选择 Blastn 程序分析,证实所得序列为褐菖鲉线粒体 DNA 序列。整个扩增序列覆盖了第 1 高变区全长,包括 $tRNA^{Thr}$ (1~71bp) 基因和 $tRNA^{Pro}$ (71~141bp) 基因全序列($tRNA^{Thr}$ 基因和 $tRNA^{Pro}$ 基因有一个碱基的重叠),终止序列区及保守区的全序列。图 2 是所扩增片段的结构。所有测序结果经比对、校正后提交至 GenBank 库,获得的 47 条序列号为 GU358242~GU358288。

```

ACTTGAATGAGCTTGCACTAGTAGCTCAGCATCAGAGCCCTGGTCTTGTAACCAGAT
GTCGGAGGTTAAAATCCTCCCTACTGCTCAAAGAAAGGAGATTCTAACTCCCACCCCT
                                     ← $tRNA^{Thr+Pro}$  TAS→
GGCTCCCAAAGCCAGAATTCCTTAATTAACATTCCTTTGTAGTACGTTTACAACACTATTTT
TATGCATATATGTATTATCAACATTAATTTATATGAACCATATCAATGGCATTCAAGTACAT
TCATGTTTTATAACCATAAATAGAATTC AACCAITCAAGAACTAAGTCAAACGATAAAIT
TTACAAAAACCAACAACTGTAAGCATAGACAAATTAATGTGAAGAAACAGACGAAAGT
TTAAGACCGAACACAACAACCTCATGAGTTGAGTTATACCTTTATTC AACCCCTCTTATAC
← TAS          CSB-F
T AACATCCGATGTAGTAAGAACCGACCAACAAGTCCATTTCTTAATGCCAACGGTTAT
          CSB-E          CSB-D
TGAAGGTGAGGGACAACACTATTGTGGGGGTTTCACAAAGTGATTATTCTGGCATTGG
TTCCTATTT

```

双下划线表示 $tRNA^{Thr+Pro}$ 序列,单下划线表示终止序列 TAS,虚线表示中央保守区序列,

无阴影方框表示核心序列,阴影方框表示核心序列的反向互补序列

Double underlines show sequences of the $tRNA^{Pro}$. Single underline shows the sequence of TAS.

Dashed line shows the sequence of the central conserved domain. The sequences in the boxes without shadow are conserved sequence of TAS and the sequence in the boxes with shadow are the reverse complementary sequences

图 2 褐菖鲉扩增片段序列结构

Fig. 2 Sequence structure of amplified fragment in *S. marmoratus*

2.2 粤东海域群体序列的多样性

所获 47 尾(编号分别为 1~23,26~50)褐菖鲉线粒体 DNA 控制区序列的长度在 538~544 bp 之间,共发

现 36 个插入/缺失位点,69 个变异位点,其中单一多态位点(Singleton variable sites)38 个,简约信息位点(Parsimony informative sites)31 个,变异位点位置见图 3。

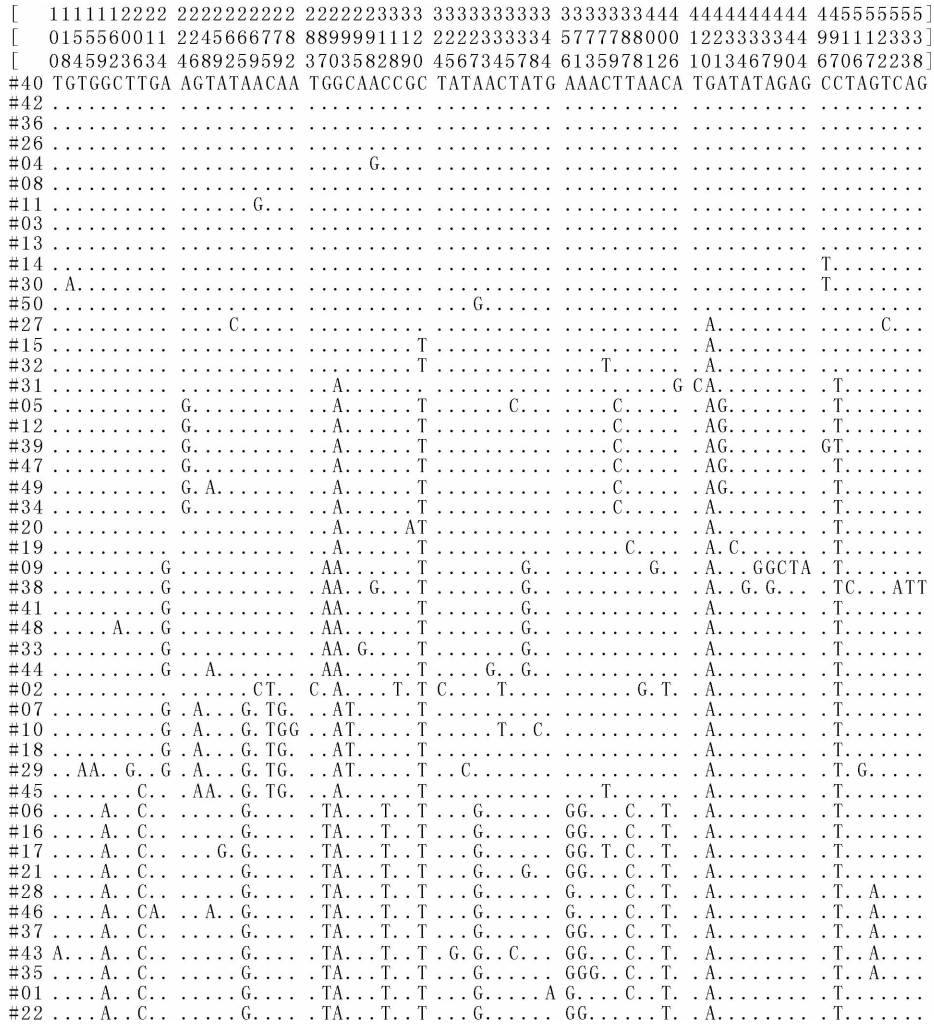


图 3 47 尾褐菖鲈线粒体 DNA 控制区序列的 69 个变异位点

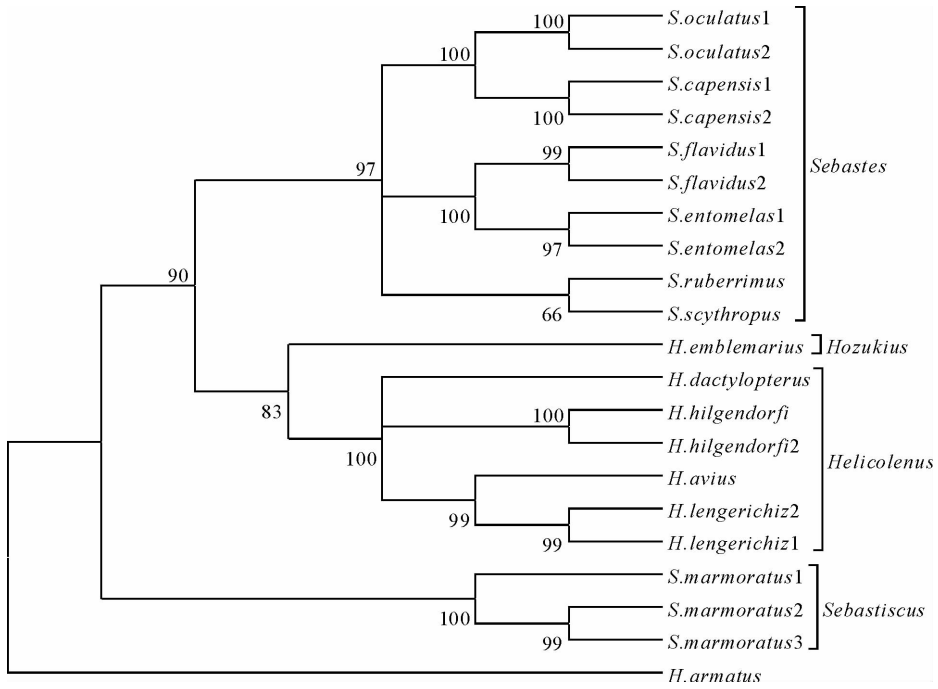
Fig. 3 Sixty-nine polymorphic sites in mtDNA D-loop region sequences of 47 *S. marmoratus* samples

69 个突变位点中,核苷酸的变化主要为转换,共 57 处;颠换有 12 处。T、C、A、G 平均含量分别为 29.0%、20.7%、34.5%、15.8%;共检测到 38 种单倍型,单倍型多样性(Hd)为 0.978 ± 0.014 ;核苷酸多样性(Pi)为 0.0192 ± 0.0013 ;群体内序列间核苷酸差异的平均数是 10.232,群体内遗传距离为 0.0197。

利用 Tajima's D 和 Fu's Fs 中性检验分析种群历史动态。Tajima's $D = -1.2201 (P = 0.0092)$, Fu's $Fs = -24.5952 (P = 0.0000)$ 。Tajima's D 和 Fu's Fs 检验均为负值,前者显著,后者极显著。

2.3 平鲈亚科系统发育分析

以鲈亚科棘鲈 *H. armatus* 为外群,从 47 条提交数据库中选取了前 3 个序列 GU358242、GU358243、GU358244 与表 1 中的 10 种平鲈亚科鱼类一起,分别应用 UPGMA 法和 NJ 法构建了平鲈亚科鱼类的分子系统进化树(图 4),枝长表示分歧度,枝上的数值是 1 000 次重复抽样检验的置信度值。UPGMA(图 4)和 NJ(图 5)两种方法得到的结果完全一致,并且均以较高的置信度形成 4 个分支,各自都形成单系群,从上到下依次为:平鲈属、眶棘鲈属、无鳔鲈属和菖鲈属。眶棘鲈属与无鳔鲈属首先形成姐妹群,再与平鲈属聚在一起,菖鲈属处于平鲈亚科类群的基部,与前面 3 个属聚在一起。

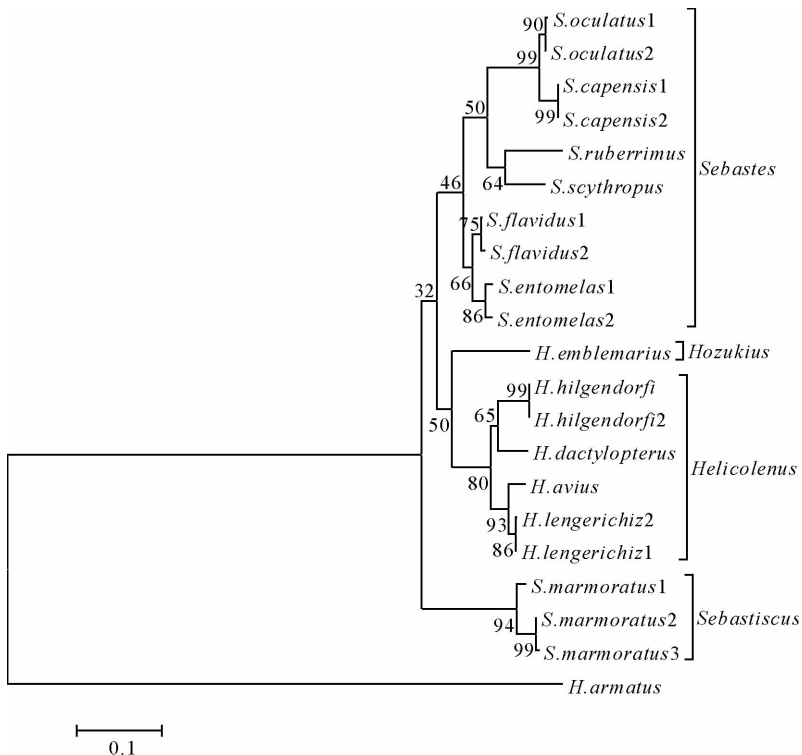


数字表示 Boot strap 1 000 个循环的置信度

The numbers show the confident values of Bootstrap 1 000

图 4 UPGMA 法构建的平鲷亚科鱼类的分子系统树

Fig. 4 Molecular phylogenetic tree of Sebastidae fishes constructed by UPGMA method



数字表示 Boot strap 1 000 个循环的置信度

The numbers show the confident values of Bootstrap 1 000

图 5 NJ 法构建平鲷亚科鱼类的分子系统树

Fig. 5 Molecular phylogenetic tree of Sebastidae fishes constructed by NJ method

3 讨论与结论

3.1 扩增序列结构分析

mtDNA 控制区序列结构在许多脊椎动物中都是类似的,包括终止序列区(Termination associated sequences, TAS)、中央保守区(Central conserved region)和保守序列区(Conserved region)。TAS 是变异最大的部分,又称第一高变区(Hypervariable region I, HVR-I),它包含了与 DNA 复制终止相关的序列,位于线粒体 DNA 控制区的 5'端。在不同的物种中,TAS 的变异较大,其主体的核心序列是 ACAT 和它的反向互补序列 TGTA,二者可形成发夹结构(刘焕章 2002;Sbisa *et al.* 1997)。褐菖鲈扩增片段包含了第一高变区的全序列,两个重复的核心序列 ACAT 及两个反向互补序列 TGTA 被识别,与复制终止相关的 TAS 序列为 TGTATTATCAACATTAATTTATATGAACAA。

在整个控制区序列中,中央保守区是整个控制区最为保守的区域,它几乎在所有的种类中都十分保守。一般包括 CSB-F、CSB-E、CSB-D、CSB-C、CSB-B、CSB-A。对照其他鱼类中研究的中央保守区序列,识别褐菖鲈 CSB-F、CSB-E、CSB-D,近 5'端的是 CSB-F,识别其普遍形式为 ATGTAGTAAGAACCGA CCAACC,它是区分终止序列区与中央保守区的标志。紧接其后的是 CSB-E,序列的一般形式为 AGGGACAACCTATT GTGGGGG。在 CSB-E 之后是 CSB-D,褐菖鲈的通式为 TATTCCTGGC ATTTGGT。双下划线部分为识别标志,一般来说这些关键序列均高度保守,极易识别。

3.2 遗传多样性及种群扩张分析

遗传多样性是指生物种内和种间的遗传变异度,是生物适应环境与进化的基础,通过遗传多样性的研究在一定程度上能揭示物种多样性的起源、变异和进化(施立明 1990)。核苷酸多样性指数(P_i)、单倍型多样性指数(H_d)是衡量一个物种或群体遗传多样性的两个重要指标(Tajima 1983)。一般来说,二者具有一致性,即单倍型多样性高的种群,核苷酸多样性也较高,反之亦然。

粤东海域褐菖鲈单倍型多样性(H_d)高达 0.978 ± 0.014 ,与近年来很多海洋鱼类一致。如:日本鳀 *Engraulis japonicus* 和澳洲鳀 *Engraulis australis* 的单倍型多样性高达 $0.99 \sim 1.00$ (Liu *et al.* 2006a)。中国近海 5 个黑鲷地理群体的单倍型多样性也在 0.978 和 1.000 之间(赵爽等 2010)。但是该研究揭示的褐菖鲈核苷酸多样性指数(P_i)并不高,仅为 0.0192 ± 0.0013 ,处于较低水平。Grant 等(1998)认为,如果一个种群出现高的单倍型多样性和低的核苷酸多样性,提示该种群可能经历过种群快速扩张。

实际上推测种群历史动态更常用的是 Tajima's D 与 Fu's F_s 中性检验。如果 Tajima's D 值呈负值,并且在统计学上达到显著水平,说明序列中含有比中性进化模型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(刘至治等 2009);在 Fu's F_s 值检测中,若 $F_s > 0$,表明种群趋于稳定,若 $F_s < 0$,表明种群趋于扩张。本研究中粤东海域褐菖鲈的 Tajima's $D = -1.2201$ ($P = 0.0092 < 0.05$),Fu's $F_s = -24.5952$ ($P = 0.0000 < 0.01$),Tajima's D 和 Fu's F_s 检验均为负值,Tajima's D 达显著水平,Fu's F_s 达极显著水平,表明粤东海域褐菖鲈在进化过程中存在过瓶颈及之后的快速扩张。许多研究结果表明,中国沿海许多鱼类都可能经历过种群扩张(赵爽等 2010;Liu *et al.* 2006a,b)。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 $120 \sim 140$ m,现生海洋物种的分布及种群大多受到这种冰期旋回的影响。因此,推测褐菖鲈也可能经历了同样的种群进化历史。

3.3 平鲈亚科属鱼类的系统进化关系

形态的变异、物种的分化其本质在于遗传物质 DNA 的变异,分子系统树通过揭示 DNA 分子中核苷酸的变异来研究物种的系统发生,目前已日益引起动物系统学和进化生物学研究者的注重(马春艳等 2009)。在重新构建物种的系统进化树时,合适的序列片段有助于构建正确的系统进化关系(张亚平 1996)。对亲缘关系较远物种的系统学研究可以选择相对比较保守的区域,对亲缘关系较近的物种或种下水平研究可以选择变

异相对较快的区域。在鱼类线粒体中,控制区序列进化速度被认为是线粒体序列中最快的,常用来研究遗传多样性及种群的遗传结构(赵爽等 2010;Liu *et al.* 2006a,2006b),也适于进行亚科内属、种间的系统学研究(李齐发等 2008;张燕等 2003;赫崇波等 2007;Hyde *et al.* 2007)。该研究利用 11 种平鲷亚科鱼类的控制区序列构建的分子进化树显示,分子树各节点均以较高的置信度形成 4 个分支,分别与传统分类的 4 个属:平鲷属、眶棘鲷属、无鳔鲷属和菖鲷属相对应。一方面,从分子水平支持了目前平鲷亚科的形态分类,另一方面也表明了控制区序列不仅适合种群遗传多样研究,同样也适合科以下分子系统发育研究。

参 考 文 献

- 马春艳,赵峰,孟彦羽,施兆鸿,庄平,赵云龙. 2009. 基于线粒体细胞色素 b 基因片段序列变异探讨 3 种鲷属鱼类系统进化. 渔业科学进展, 30(5): 20~26
- 毛阳丽,蔡厚才,李成久,高天翔. 2010. 基于线粒体 COI 与 16S rRNA 基因序列探讨贻贝属的系统发育. 南方水产, 6(5): 27~36
- 刘至治,杨金权,王正琦,唐文乔. 2009. 长江口及其南部邻近地区大弹涂鱼种群遗传结构及种群历史分析. 动物学研究, 30(1): 1~10
- 刘焕章. 2002. 鱼类线粒体 DNA 控制区的结构与进化: 以鲷科鱼类为例. 自然科学进展, 12(3): 266~270
- 张亚平. 1996. 从 DNA 序列到物种树. 动物学研究, 17(3): 247~252
- 李齐发,李隐侠,赵兴波,潘增祥,刘振山,张庆波,屈旭光,宋大伟,董丽艳,李宁,谢庄. 2008. 牦牛线粒体 DNA D-loop 区序列测定及其在牛亚科中分类地位的研究. 畜牧兽医学报, 39(1): 1~6
- 吴常文. 1999. 浙江舟山近海褐菖鲷 *Sebastes marmoratus* 生物学研究. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 18(3): 185~190
- 张燕,张鸷,何舜平. 2003. 中国鲷科鱼类线粒体 DNA 控制区结构及其系统发育分析. 水生生物学报, 27(5): 463~467
- 郭新红,刘少军,刘巧,刘筠. 2004. 鱼类线粒体研究新进展. 遗传学报, 31(9): 983~1000
- 施立明. 1990. 遗传多样性及其保存. 生物科学信息, 2(4): 158~164
- 赵爽,章群,乐小亮,彭博,许忠能,韦桂峰,李贵生. 2010. 中国近海 5 个黑鲷地理群体的遗传变异. 海洋科学, 34(2): 75~79
- 赫崇波,高祥刚,王效敏,刘卫东,周遵春,木云雷,葛隄利. 2007. 圆斑星鲷线粒体基因组全序列结构及其进化. 中国水产科学, 14(4): 584~592
- Barsukov, V. V., and Chen, L. 1978. Review of the subgenus *Sebastes* (*Sebastes*, Scorpaenidae) with a description of a new species. J. Ichthyol. 18: 179~193
- Excoffier, L., Laval, G., and Schneider, S. 2005. Arlequin Ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis. Evol. Bioinform. Online, 1: 47~50
- Fu, Y. X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. Genetics, 147(2): 915~925
- Grant, W. A. S., and Bowen, B. W. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. J. Hered. 89(5): 415~426
- Hyde, J. R., and Vetter, R. D. 2007. The origin, evolution, and diversification of rockfishes of the genus *Sebastes* (Cuvier). Mol. Phylogenet. Evol. 44(2): 790~811
- Jordan, D. S., and Starks, E. C. 1904. A review of the scorpaenoid fishes of Japan. Proc. US Natl Mus. 27: 91~175
- Lee, W. J., Conroy, J., and Howell, W. H. 1995. Structure and evolution of teleost mitochondrial control regions. J. Mol. Evol. 41(1): 54~66
- Liu, J., Gao, T., Zhuang, Z., Jin, X., Yokogawa, K., and Zhang, Y. 2006a. Late Pleistocene divergence and subsequent population expansion of two closely related fish species, Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) and Australian anchovy (*Engraulis australis*). Mol. Phylo. Evol. 40(3): 712~723
- Liu, J., Gao, T., Yokogawa, K., and Zhang, Y. 2006b. 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. Mol. Phylo. Evol. 39: 799~811
- Katoh, M., and Tokimura, M. 2001. Genetic and morphological identification of *Sebastes tertius* in the East China Sea (Scorpaeniformes: Scorpaenidae). Ichthyol. Res. 48(3): 247~255
- Rozas, J., Sanchez-Delbarrio, J. C., Messeguer, X., and Rozas, R. 2003. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. Bioinformatics, 19(18): 2496~2497
- Sbisa, E., Tanzariello, F., Reyes, A., Pesole, G., and Saccone, C. 1997. Mammalian mitochondrial D-loop region structural analysis: Identification of new conserved sequences and their functional and evolutionary implications. Gene, 205(1-2): 125~140
- Tajima, F. 1983. Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. Genetics, 105(2): 437~460
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M., and Kumar, S. 2007. MEGA 4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software Version 4.0. Mol. Biol. Evol. 24(8): 1596~1599
- Thompson, J. D., Gibson, T. J., Plewniak, F., Jeanmougin, F., and Higgins, D. G. 1997. The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. Nucleic Acids Res. 25(24): 4876~4882