

华南沿海西部美丽小条鳅基于线粒体控制区的种群遗传变异及亲缘地理格局

庆 宁^{1,*}, 丘城锋¹, 廖伟群², 马天峰¹, 梁晓旭¹, 列金妮¹

(1. 华南师范大学生命科学学院, 广东省高等学校生态与环境科学重点实验室, 广州 510631; 2. 华南师范大学地理科学学院, 广州 510631)

摘要: 为研究其种群遗传变异和亲缘地理格局, 分析了 107 尾采自华南西部和海南岛的 12 条水系的美丽小条鳅 (*Micronoemacheilus pulcher* Nichols) 控制区 934—938 bp 的序列, 其中有 79 个核苷酸变异位点。分子变异分析 (AMOVA) 表明, 种群间的遗传变异占 46.88%, 种群内的遗传变异占 55.06%。基于 36 个单倍型的系统树显示, 12 条水系的种群聚成两支。其中, 广西沿海诸独立水系 (防城河、峒中河、北仑河、南流江) 和西江水系与广东漠阳江和潭江水系关系密切, 而海南岛万泉河和南渡江与广东鉴江水系关系密切。根据嵌套进化枝系地理分析 (NCPA) 推测, 防城河周边地区可能是美丽小条鳅的扩散中心, 该物种可由此区域通过两条途径扩散: (1) 沿西江水系向广西沿海独立水系至广东漠阳江和潭江水系扩散; (2) 向海南岛诸水系再至雷州半岛的鉴江水系扩散。在演化过程中, 曾发生片断化事件、长距离建群和持续的分布区扩张。

关键词: 美丽小条鳅; 线粒体控制区; 种群遗传变异; 亲缘地理; 华南西部和海南岛

Population genetic variations and phylogeography of *Micronoemacheilus pulcher* Nichols based on mtDNA control region

QING Ning^{1,*}, QIU Chengfeng¹, LIAO Weiqun², MA Tianfeng¹, LIANG Xiaoxu¹, LIE Jinni¹

1 Key Laboratory of Ecology and Environmental Science in Guangdong Higher Education, College of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, China

2 College of Geographic Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, China

Abstract: The population genetic variations and phylogeographical patterns of 107 *Micronoemacheilus pulcher* from 12 drainage systems in western South China were investigated based on 934—938 base pairs (bp) nucleotide sequences of mtDNA control region. We found 79 nucleotide sites variable in the full sequence. Analysis of molecular variance (AMOVA) revealed that genetic variation within the populations was 42.84%, among the populations was 58.53%. Thirty-six haplotypes of the mtDNA control region were analyzed using the neighbor-joining method. The populations of 12 drainage systems could be divided into two lineages. The drainages in Guangxi (Fangcheng River, Dongzhong River, Beilun River and Nanlijiang River) and Xijiang River were more closely related to Moyangjiang River and Tanjiang River, the Wanquanhe River and Nanduijiang River in Hainan island were closely related to Jianjiang River in Guangdong Province.

Nested clade phylogeographic analysis indicates that this fish has originated from the joining area of Guangxi and Vietnam (in which Dongzhong River, Beilun River and Fangcheng River are located) and spread to other drainages by two ways: (1) through Xijiang River spread to drainages of Guangxi, Moyangjiang River and Tanjiang River of Guangdong Province; (2) through ancient river systems between Hainan Island and Vietnam to Hainan Island, then back to the mainland expanding northward to Jianjiang River of Leizhou Peninsula in Guangdong Province. The current phylogeographical distribution of the populations might have formed by several events: allopatric fragmentation, long-distance colonization

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (No. 30670286); 广东省自然科学基金资助项目 (No. 04010391)

收稿日期: 2008-09-13; **修订日期:** 2008-11-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qingn@scau.edu.cn

possibly coupled with subsequent allopatric fragmentation, contiguous range expansion.

Key Words: *Micronoemacheilus pulcher* Nichols; mtDNA control region; population genetic variation; phylogeography; western South China and Hainan Island

初级淡水鱼类的分布因受江河湖泊水系的限制,无法跨越海洋与高山的障碍,地理隔离广泛存在。长期的隔离以及环境条件的不同,使同一个物种的不同地理群体间逐渐产生形态或者分子的变异^[1]。通过对不同水系的种群进行亲缘关系的分析,可以帮助人们了解此地区水系过去所经历的历史演化事件^[2-3]。

美丽小条鳅(*Micronoemacheilus pulcher* Nichols),隶属于硬骨鱼纲(Osteichthyes),鲤形目(Cypriniformes),鳅科(Cobitidae),小条鳅属(*Micronoemacheilus* Rendahl)。美丽小条鳅在我国主要分布在海南岛诸水系,如南渡江、万泉河、昌化江,华南西部沿海诸独立入海小水系,如钦江、南流江、漠阳江、北仑河、防城河、珠江水系、韩江水系以及漳江水系^[4-6]。目前对于华南西部及海南岛地区鱼类不同水系种群的遗传变异和亲缘地理的研究只见于中间黄颡鱼^[7]和海南纹胸鮡^[8],而对该地区其它鱼类的相关研究仍未见报道。本文对采自海南岛,华南沿海西部(包括广东省沿海西部,广西省沿海)诸独立入海水系,以及西江及其支流共 12 条水系的美丽小条鳅种群,进行线粒体 DNA(mtDNA)控制区序列测定,分析比较不同水系美丽小条鳅种群的遗传变异,探讨其亲缘地理演化过程。

1 材料与方法

1.1 材料

本文所检测的 12 条水系美丽小条鳅共 107 尾,所采集的样本以 95% 酒精保存,样品的数量、采样地及所属水系见表 1。

1.2 DNA 提取、PCR 扩增和序列测定

基因组 DNA 的提取采用从上海生物工程技术服务有限公司购买的“基因组 DNA 抽提试剂盒”所示方法,略有改动。用于扩增 mtDNA 控制区序列的一对特异引物 DL1 和 DH2^[9],其序列分别为:DL1:5'-ACC CCT GGC TCC CAA AGC-3'; DH2:5'-ATC TTA GCA TCT TCA GTG-3'。50 μ L 的 PCR 反应体系包括 10 $\times$ PCR Buffer 5.0 μ L (含 MgCl₂ 20 mmol/L), dNTPMix 5.0 μ L (10 mmol/L), Taq 酶 2 U, 引物各 4.0 μ L (55 ng/ μ L), DNA 样品 8.0 μ L,用去离子灭菌水补足 50 μ L。反应程序:94 $^{\circ}$ C 预变性 3min,然后进行 35 个循环,每个循环包括 94 $^{\circ}$ C 变性 45S,56 $^{\circ}$ C 退火 45S,72 $^{\circ}$ C 延伸 1min,最后 72 $^{\circ}$ C 延伸 8min,4 $^{\circ}$ C 保存。PCR 产物用 1% 琼脂糖电泳检验样品扩增情况,使用 377 测序仪完成序列测定。

1.3 数据分析

用 CLUSTALX 1.81 软件进行序列比对,然后手工核对序列结果;用 DNAsp 4.0 软件统计单倍型多样性(h)和核苷酸多样性(π),并用该软件计算种群间的遗传变异(F_{st})和基因交流值(N_m);用 MEGA 3.0 软件中的邻接法(NJ)构建分支系统树;用 ARLEQUIN 2.0 软件进行分子变异分析(AMOVA);用 MINSPNET 软件构建单倍型网络图;用 GEODIS 2.0 软件进行嵌套进化枝地理距离分析,并根据 Templeton^[10]的推论方法推测种群演化历史。

2 结果

2.1 mtDNA 控制区序列变异

对来自 12 个水系 107 个样品的美丽小条鳅控制区序列进行排序分析后,得到可供分析的序列长 934—938 bp。其中保守位点 858 个,4 个插入/缺失位点,变异位点 79 个,包括 70 个简约信息位点和 9 个单个变异位点。各地理种群的碱基变化不大,A、T、C、G 碱基平均含量分别为 34.5%、33.5%、18.9%、13.1%,其中 A + T 含量(68.0%)明显高于 G + C 含量(22.0%)。在 934—938 个用于分析的位点上单纯的转换位点有 16 个,单纯的颠换位点有 4 个:1 个 T-A、2 个 A-T、1 个 C-G。平均转换与颠换比为 4:1。

表 1 不同水系美丽小条鳅样品的采集地、样品数、单倍型和序列多样性

Table 1 Sample locations, sample size, haplotypes and diversity statistics of *Micronoemacheilus pulcher* in different drainage systems

水系 Drainage systems	采样地 Sample locations	样品数 Sample size	单倍型(N^*) Haplotypes(N^*)	单倍型多样性 Haplotype diversity (h)	核苷酸多样性 Nucleotide diversity (π)	经纬度 Longitude, latitude
峒中河(DZH)	峒中(dz)	8	H15(5)、H16(1)、H18(1)、H19(1)	0.643	0.00302	107°31'E, 21°38'N
北仑河(BLN)	那良(nl)	8	H15(4)、H16(3)、H17(1)	0.679	0.00298	107°50'E, 21°40'N
防城河(FCH)	大菰(dl)	1	H4(1)、H6(3)、H9(3)、H10(1)、 H12(1)、H13(1)、H14(1)	0.891	0.00343	108°07'E, 21°52'N
	那勤(nq)	5				108°01'E, 21°49'N
	扶隆(fl)	5				107°56'E, 21°48'N
钦江(QIN)	陆屋(lw)	8	H11(8)	0.000	0.00000	108°56'E, 22°16'N
南流江(NLU)	博白(bo)	3	H1(1)、H6(5)	0.333	0.00036	109°58'E, 22°16'N
	浦北(pb)	3				109°33'E, 22°16'N
北流河(BLU)	容县(rx)	8	H2(1)、H3(1)、H5(1)、H6(9)、H8 (2)	0.593	0.00074	110°32'E, 22°51'N
	白石(ba)	6				111°05'E, 22°21'N
桂江(GUI)	平乐(pl)	4	H6(7)、H7(2)	0.389	0.00042	110°38'E, 24°37'N
	昭平(zh)	5				110°48'E, 24°10'N
漠阳江(MOY)	阳春(yc)	10	H20(10)	0.000	0.00000	111°24'E, 21°56'N
潭江(TAN)	恩平(ep)	6	H20(4)、H21(2)	0.533	0.00057	112°18'E, 22°11'N
鉴江(JAN)	池洞(cd)	9	H22(1)、H23(1)、H24(1)、H25(2)、 H26(2)、H27(2)	0.917	0.00274	110°56'E, 22°25'N
南渡江(NDU)	白沙(bs)	10	H33(1)、H34(1)、H35(2)、H36(6)	0.644	0.00138	109°26'E, 19°13'N
万泉河(WQU)	长征(cz)	5	H28(1)、H29(1)、H30(4)、H31(1)、 H32(1)	0.786	0.01009	109°47'E, 18°57'N
	乌石(ws)	3				109°50'E, 19°02'N
		107	36	0.917	0.01749	

* 单倍型的标本数

2.2 遗传多样性和单倍型

不同水系美丽小条鳅的单倍型多样性(h)和核苷酸多样性(π)见表1。其中防城河、鉴江、万泉河种群的单倍型多样性较高(>0.700),钦江和漠阳江种群的单倍型多样性为0.000;万泉河的核苷酸多样性最高,为0.01009,钦江和漠阳江种群的核苷酸多样性最低,为0.00000。在107尾美丽小条鳅中共获得36个单倍型,即H1—H36(表1)。除漠阳江和钦江只有一个单倍型外,其余10条水系均有多个单倍型,最多为7个单倍型(防城河)。广西的防城河、南流江与西江的两个支流(北流河和桂江)共享单倍型H6;广西的北仑河与峒中河共享H15、H16两个单倍型;广东的漠阳江与潭江共享单倍型H20;其余的单倍型为各水系的种群所特有,相互不共享。

2.3 种群遗传分化指数(F_{st})与基因流(Nm)

种群基因交流值(Nm)用来表示种群间的基因交流程度^[11],可以探讨各水系种群间的关系。利用DNA_{sp}估算种群间遗传分化指数(F_{st})和基因交流值(Nm),结果见表2。

2.4 分子变异分析(AMOVA)

将美丽小条鳅12个水系的种群分成3个地理区。海南岛水系(南渡江和万泉河)为一地理区,西江水系(桂江和北流河)为一地理区,华南沿海独立入海水系(峒中河、北仑河、防城河、钦江、南流江、潭江、漠阳江和鉴江)为另一地理区。将这3个地理区看成不同的组群进行AMOVA层次分析。从表3结果可见,分子遗传变异主要来自种群内和地理区内种群间。

表 2 基于 mtDNA 控制区的美丽小条鳅种群间的分化指数(F_{st}) (对角线之下)与种群间基因交流值(N_m) (对角线之上)

Table 2 F_{st} (below diagonal) and matrix of pairwise N_m (above diagonal) between 12 populations of *Micronoemacheilus pulcher* based on mtDNA control region

-	BLN	DZH	FCH	QIN	NLU	BLU	GUI	MOY	TAN	JAN	NDU	WQU
BLN	-	8.200	0.380	0.100	0.110	0.130	0.100	0.050	0.050	0.050	0.040	0.150
DZH	0.065	-	0.430	0.120	0.130	0.150	0.120	0.050	0.050	0.050	0.040	0.150
FCH	0.571	0.538	-	0.460	1.270	1.360	0.630	0.060	0.060	0.070	0.050	0.180
QIN	0.831	0.808	0.523	-	0.020	0.040	0.020	0.010	0.010	0.030	0.010	0.110
NLU	0.815	0.792	0.283	0.960	-	23.330	0.180	0.010	0.010	0.030	0.010	0.120
BLU	0.798	0.775	0.269	0.921	0.021	-	0.260	0.020	0.020	0.030	0.020	0.130
GUI	0.832	0.812	0.442	0.963	0.740	0.658	-	0.010	0.010	0.030	0.020	0.130
MOY	0.911	0.905	0.888	0.987	0.979	0.971	0.979	-	1.330	0.030	0.010	0.090
TAN	0.911	0.904	0.888	0.987	0.979	0.970	0.979	0.273	-	0.030	0.010	0.090
JAN	0.906	0.901	0.878	0.944	0.941	0.935	0.940	0.950	0.950	-	0.040	0.160
NDU	0.934	0.928	0.912	0.977	0.973	0.966	0.970	0.974	0.975	0.927	-	0.180
WQU	0.775	0.770	0.735	0.819	0.802	0.794	0.791	0.851	0.853	0.762	0.735	-

水系缩写见表 1

表 3 基于控制区序列美丽小条鳅地理区间和群体间的分子变异分析(AMOVA)

Table 3 AMOVA analysis for *Micronoemacheilus pulcher* among regions and populations based on control region

变异来源 Source of variation	自由度 df	平方和 Sum of squares	变异组成 Variance components	变异率/% Percentage of variation
地理区间 Among regions	2	4.176	0.00963	1.94
地理区内种群间 Among populations within regions	9	20.449	0.23280	46.88
种群内 Within populations	95	25.976	0.27343	55.06
合计 Total	106	51.140	0.49660	

2.5 不同水系种群的亲缘关系

为了检测华南西部沿海和海南岛不同水系的美丽小条鳅种群间的关系,将 mtDNA 控制区序列数据的 36 个单倍型进行了系统发育分析,采用 NJ 法构建系统发育树(图 1)。NJ 树提示,美丽小条鳅 36 个单倍型可分为 4 簇,聚合成两支:其中来自西江支流(桂江和北流河)与广西独立入海水系(峒中河、北仑河、防城河、钦江和南流江)的美丽小条鳅种群(A 簇),与广东潭江、漠阳江种群(B 簇)聚合成分支 I;而海南岛(万泉河和南渡江)种群(D 簇)与广东鉴江种群(C 簇)聚合成分支 II。

2.6 亲缘地理分析(Nested clade phylogeographical analysis NCPA)

从 12 条水系美丽小条鳅 mtDNA 控制区序列嵌套进化支系图(图 2)可见,36 个单倍型演化为 2 支,一支由单倍型 H1-H21 组成,包括西江种群、广西沿海独立入海小水系、广东的潭江和漠阳江种群(3-1 分支),该支对应于 NJ 树(图 1)的分支 I;另一支由单倍型 H22—H36 组成,包括海南岛的万泉河与南渡江种群、广东的鉴江种群(3-2 分支),对应于 NJ 树的分支 II。

以 Geodis2.0 进行嵌套进化枝分析并根据 Templeton^[10]的方法推测美丽小条鳅各进化枝的亲缘地理过程,结果见表 4。在 1 步分支中的 1-3,2 步分支中的 2-2、2-3,所有的 3 步分支及整个进化枝(total clade)都检测到显著的亲缘地理信息。其中进化枝 1-3(防城河、钦江、南流江、北流河和桂江)和进化枝 3-1(峒中河、北仑河、防城河、钦江、南流江、北流河、桂江、漠阳江和潭江)表现为曾经经历片断化事件和长距离建群;进化枝 2-3(南渡江和万泉河)表现为持续的分布区扩张、长距离建群和片断化事件;进化枝 3-2(南渡江、万泉河和鉴江)表现为片断化事件。

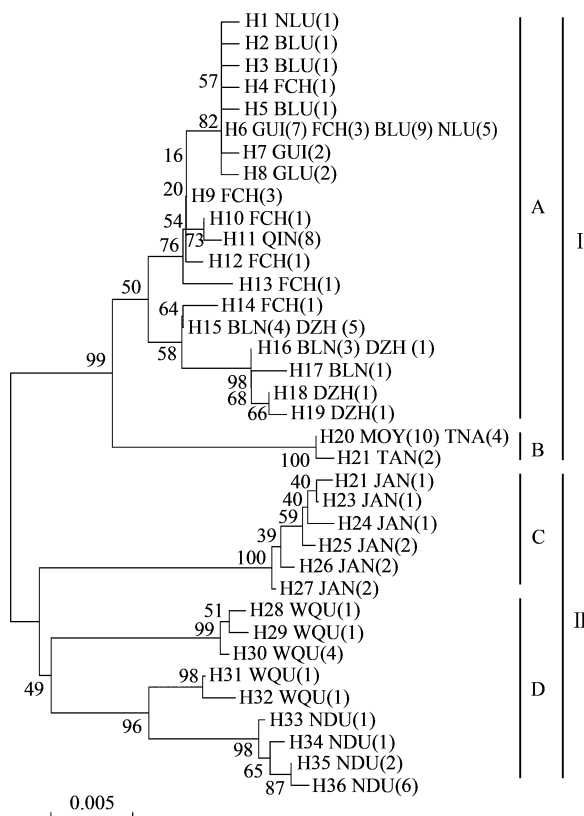


图1 美丽小条鳅 mtDNA 控制区单倍型 NJ 树

Fig. 1 NJ bootstrap tree of mtDNA control region haplotypes for *Micronoemacheilus pulcher*

单倍型和水系缩写见表1

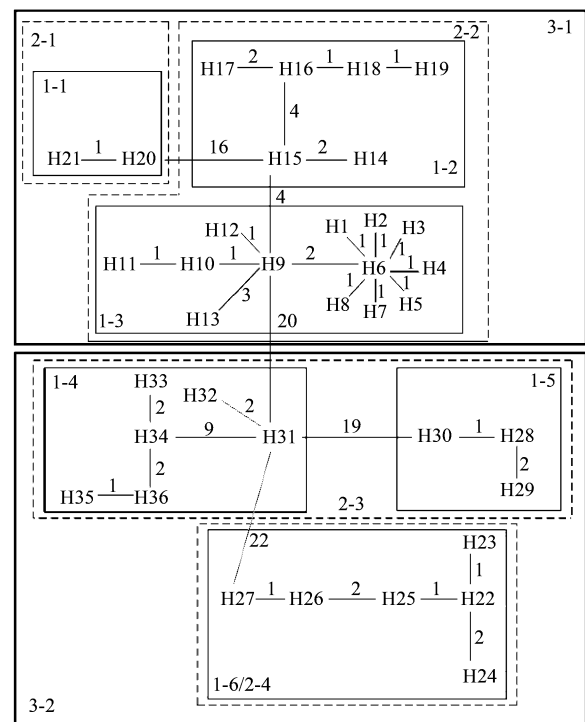


图2 美丽小条鳅 mtDNA 控制区序列单倍型网络及嵌套进化支序设计

Fig. 2 The nesting design inferred from the cladogram estimation of the 36 haplotypes detected for *Micronoemacheilus pulcher* based on mtDNA control region

图中的数字表示单倍型之间发生的核苷酸变异数

表4 美丽小条鳅 mtDNA 控制区单倍型的嵌套进化分析及具有显著联系的进化枝的亲缘地理推测

Table 4 Nested clade distance analysis of mtDNA control region haplotypes and inferences from significant tests ($P < 0.05$) of nested clade analysis in *Micronoemacheilus pulcher*

进化枝 Clade	χ^2 统计值 Chi-square value	概率 Probability	推断链 Inference chain	推断结果 Inference
1-3	99.8781	0.0000	1-2-3-5-15NO	FR / LDC
2-2	59.3396	0.0000	1-2	ICC
2-3	11.2500	0.0010	1-2-3-5-6-13-14NO	CRE / LDC / FR
3-1	80.0000	0.0000	1-19-20-2-3-5-15NO	FR / LDC
3-2	27.0000	0.0000	1-19NO	FR
总计 Total clade	107.0000	0.0000	1-19-20-2	ICC

 $P < 0.05$ 有显著地理联系; LDC:长距离建群; CRE:持续的分布区扩张; ICC:没有推断结果; FR:片断化事件

3 讨论

3.1 种群遗传变异

12 条水系美丽小条鳅种群的 mtDNA 控制区序列长度为 934—938bp, 控制区序列中共有 79 个变异位点, 4 个插入/缺失位点, 共有 36 个单倍型。单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 ($h = 0.917$, $\pi = 0.01749$), 与同处这一地区的中间黄颡鱼 (*Pelteobagrus intermedius*, $h = 0.813$, $\pi = 0.00542$)^[7] 相比显示较高的值。一般认为在线粒体 DNA 上, 控制区的进化速率最快, 但 Tang 和 Liu^[12] 认为, 对于近缘种或亲缘关系较近的类群而言, 线粒体 DNA 控制区序列的进化速率较细胞色素 *b* 慢。美丽小条鳅细胞色素 *b* 的核苷酸多样性 (π) 为

0.02758, 与 mtDNA 控制区核苷酸多样性 ($\pi = 0.01749$) 相比, 显示出 mtDNA 控制区序列的进化速率较细胞色素 *b* 慢, 本研究结果支持 Tang 和 Liu 的观点。

美丽小条鳅的种群遗传分化指数平均值为 0.887, 高于大眼华鳊 ($F_{st} = 0.583$)^[13] 和海南纹胸鮡 ($F_{st} = 0.801$)^[8], 显示美丽小条鳅不同水系的种群间具高度的遗传分化。由 AMOVA 分析显示, 总遗传变异中, 地理区间的变异仅占 1.94%, 地理区内不同种群间的变异占 46.88%, 种群内的变异占 55.06% (表 3), 分子遗传变异主要来自种群内和地理区内种群间。表明 12 条水系美丽小条鳅的遗传分化主要是由于水系的隔离以及各个水系内的遗传分化所致。

3.2 种群间的亲缘关系

对各水系种群间单倍型共享情况和基因交流值 (N_m) 进行分析, 可以探讨各水系种群间的关系, 若 N_m 值大于 1, 表明种群基因漂变不足以造成基因分化, 若 N_m 值大于 4, 表明种群间是一随机交配的种群, 若该值很小 ($N_m < 1$), 则有可能预示着隔离的产生^[14]。从表 2 可以看出种群分化程度和基因交流程度之间的关系, 遗传分化指数越低, 其基因交流值就越大。12 条水系中, 存在多条水系的美丽小条鳅具有共享单倍型的情况。其中广东的漠阳江和潭江种群共享单倍型 H20, N_m 为 1.330, F_{st} 为 0.273, 显示较近的亲缘关系。而它们与同属于广东沿海地区的鉴江种群却不存在共享单倍型, 它们之间的 F_{st} 为 0.950, N_m 为 0.010 ($N_m < 1$), 揭示基因交流已在种群间受到抑制。漠阳江和潭江位于云雾山的东侧, 而鉴江位于云雾山的西侧, 推测云雾山的阻隔导致了种群间基因交流的障碍, 从而产生了较高的遗传分化。北仑河与峒中河种群共享单倍型 H15、H16, 它们之间的 N_m 为 8.200, 远大于 1, 提示种群间曾具有广泛的基因交流, 表明北仑河种群与峒中河种群的亲缘关系较近。防城河、南流江、桂江、北流河种群共享单倍型 H6, 表明这 4 条水系的关系非常密切。其中南流江种群与西江支流北流河的种群间的 F_{st} 为 0.021, N_m 为 23.330, 表明这 2 个种群曾经是随机交配的种群, 推测南流江与北流河曾经是互相连通的。根据广州地理研究所^① 1963 的调查报告: “第三纪末, 西江支流已深入到南流江上游, ……” “南流江与北流江皆经玉林盆地, 但两河间无明显的分水岭, …… 两地相距仅 15km, 而高程相差仅 20m, ……” 这里所指西江支流即北流河, 这一资料为推测提供了支持。

从单倍型系统发育树 (图 1) 可见, 12 条水系的美丽小条鳅的 36 个单倍型聚合成两枝 (I 和 II)。西江支流 (桂江和北流河) 和广西独立入海水系 (峒中河、北仑河、防城河、钦江、南流江) 的种群聚成分支 I, 海南岛万泉河和南渡江的种群聚成分支 II, 但广东的 3 条独立入海水系中潭江和漠阳江的种群归入分支 I 而鉴江的种群归入分支 II。提示来自广东鉴江的美丽小条鳅与海南岛的种群亲缘关系较密切, 而广东潭江和漠阳江的种群与西江和广西独立入海水系种群的亲缘关系较近。

3.3 亲缘地理演化途径

嵌套进化分析发现, 进化枝 1-3 处于整个进化枝的中心位置, 其中有 6 个单倍型属于防城河种群, 包括位于进化枝 1-3 中心的 H9, 因此推测防城河为美丽小条鳅的扩散中心。根据嵌套进化枝地理分析推测: 防城河周边地区是美丽小条鳅的扩散中心, 该物种可由此区域通过两条途径扩散: (1) 沿西江水系向广西沿海独立水系至广东漠阳江和潭江水系扩散; (2) 向海南岛诸水系再至雷州半岛的鉴江水系扩散。这与庆宁等^[7] 对中间黄颡鱼亲缘地理格局的研究有类似的扩散途径, 可能都是沿着一条联系广西、越南沿海和海南岛诸水系的古河道^[15-16] 扩散。华南西部沿海地区美丽小条鳅的演化历史中, 曾经历多次分布区扩张、长距离建群以及片段化事件, 可能受第四纪冰期影响较大^[17]。生活在各独立水系的种群由于受到水系的隔离以及环境条件的不同而发生了变异, 逐渐演化成现有的分布格局。

References:

- [1] Ma G C, Tsao H S, Lü H P, Yu H T. AFLPs congruent with morphological differentiation of Asian common minnow *Zacco* (Pisces: Cyprinidae) in

① 广州地理研究所. 广西地貌区划, 1963, 32—34.

- Taiwan. *Zoologica Scripta*, 2006, 35 (4): 341-351.
- [2] Bermingham E and Martin A P. Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fish: testing shared history of infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Molecular Ecology*, 1998, 7: 499-517.
- [3] Bernatchez L, Wilson C C. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes. *Molecular Ecology*, 1998, 7: 431-452.
- [4] Pearl River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fisheries Science. *The Freshwater and Estuaries Fishes of Hainan Island*. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1986: 149-150.
- [5] Pearl River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fisheries Science. *The Freshwater Fishes of Guangdong Province*. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1991: 240-241.
- [6] “Fishes of Fujian Province” Editorial Subcommittee. *The Fishes of Fujian Province (Part I)*. Fuzhou: Fujian Science and Technology Press, 1984: 385-386.
- [7] Qing N, Lu F Y, Liao W Q, Zhao J, Qiu C F. Population genetic variations and phylogeography of *Pelteobagrus intermedius*. *Acta Zool Sinica*, 2007, 53 (5): 845-852.
- [8] Chen X L, Chiang T Y, Lin H D, Zheng H S, Shao K T, Zhang Q, Hsu K C. Mitochondrial DNA phylogeography of *Glyptothorax fokiensis* and *Glyptothorax hainanensis* in Asia. *Journal of Fish Biology*, 2007, 70: 75-93.
- [9] Templeton A R. Statistical phylogeography: methods of evaluating and minimizing inference errors. *Molecular Ecology*, 2004, 13: 789-809.
- [10] Tang Q Y, Liu H Z, Richard Mayden, Xiong B X. Comparison of evolutionary rates in the mitochondrial DNA cytochrome *b* gene and control region and their implications for phylogeny of the Cobitoidea (Teleostei: Cypriniformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, 39: 347-357.
- [11] Lin H D, Hsu K C, Tsai K C, Shao K T, Wang J P. Phylogeography and population genetic structure of *Sinibrama macrops* based on mtDNA. *Bioformosa*, 2005, 40 (2): 58-67.
- [12] Yang J Q, Hu X L, Tang W Q, Ling H D. mtDNA control region sequence variation and genetic diversity of *Coilia nasus* in Yangtze River estuary and its adjacent waters. *Chinese Journal of Zoology*, 2008, 43 (1): 8-15.
- [13] Harold K V. Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: shorelines, river systems and time durations. *Journal of Biogeography*, 2000, 27: 1153-1167.
- [14] Huang Z G, Zhang W Q. Comparative study on holocene environment evolution between China and Japan. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 2002: 288-291.
- [15] Marine Geological Laboratory, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences. *Quaternary Geology of South China Coast*. Beijing: Science Press, 1978.

参考文献:

- [4] 中国水产科学院珠江水产研究所, 等. 海南岛河口及淡水鱼志. 广州: 广东科技出版社, 1986: 149-150.
- [5] 中国水产科学院珠江水产研究所等编著. 广东淡水鱼志. 广州: 广东科技出版社, 1991: 240-241.
- [6] “福建鱼类志”编写组编著. 福建鱼类志 (上卷). 福州: 福建科学技术出版社, 1984: 385-386.
- [7] 庆宁, 吕凤义, 廖伟群, 赵俊, 丘城锋. 中间黄颡鱼群体遗传变异与亲缘生物地理. *动物学报*, 2007, 53 (5): 845-852.
- [11] 林弘都, 许桂菁, 蔡昆展, 邵广昭, 王建平. 大眼华鳊亲缘地理与族群遗传结构之研究. *生物学报*, 2005, 40 (2): 58-67.
- [12] 杨金权, 胡雪莲, 唐文乔, 林弘都. 长江口邻近水域刀鲚的线粒体控制区序列变异与遗传多样性. *动物学杂志*, 2008, 43 (1): 8-15.
- [14] 黄镇国, 张伟强. 中国日本全新世环境演变对比研究. 广州: 广东科技出版社, 2002: 288-291.
- [15] 中国科学院南海海洋研究所海洋地质研究室. 华南沿海第四纪地质. 北京: 科学出版社, 1978.