

李大命,刘 洋,唐晟凯,等. 基于 *COI* 基因的溇湖鮑类国家级水产种质资源保护区 3 种鮑类的遗传多样性分析[J]. 江苏农业科学,2021,49(20):177-181.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.20.028

基于 *COI* 基因的溇湖鮑类国家级水产种质资源保护区 3 种鮑类的遗传多样性分析

李大命¹, 刘 洋², 唐晟凯¹, 刘燕山¹, 蒋琦辰¹, 何浩然¹, 沈冬冬¹, 张彤晴¹

(1. 江苏省淡水水产研究所/江苏省内陆水域渔业资源重点实验室, 江苏南京 210017; 2. 南京师范大学海洋科学与工程学院, 江苏南京 210046)

摘要:为探究溇湖鮑类国家级水产种质资源保护区主要保护对象 3 种鮑类遗传资源状况,利用线粒体 DNA *COI* 基因序列评价 3 种鮑类的遗传多样性及种群历史动态。通过 PCR 技术和测序技术,获得长度为 630 bp *COI* 基因片段。序列分析结果表明,3 种鮑类 *COI* 基因序列碱基组成相似,且具有明显碱基组成偏向性,A + T 的含量高于 G + C 的含量。翘嘴鮑的 46 条 *COI* 基因片段发现 4 个变异位点,定义了 4 种单倍型(Hq1-Hq4),翘嘴鮑的单倍型和核苷酸多样性指数分别为 0.422 和 0.00085;蒙古鮑的 20 条 *COI* 基因片段发现 4 个变异位点,定义 4 种单倍型(Hm1-Hm4),蒙古鮑的单倍型和核苷酸多样性指数分别为 0.695 和 0.00190;达氏鮑的 41 条 *COI* 基因片段发现 4 个变异位点,定义 5 种单倍型(Hd1-Hd5),达氏鮑的单倍型和核苷酸多样性指数分别为 0.230 和 0.00053。中性检验和歧点分布分析显示,3 种鮑类在历史进化过程中经历了不明显的种群扩张。整体来看,溇湖鮑类国家级水产种质资源保护区 3 种鮑类的遗传多样性水平较低,种群遗传组成趋于单一化,需要采取措施增加鮑类种群数量,提高其遗传多样性水平。

关键词:国家级水产种质资源保护区;遗传多样性;*COI* 基因;翘嘴鮑;蒙古鮑;达氏鮑

中图分类号:S917.4;S931 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2021)20-0177-05

国家级水产种质资源保护区是依法予以特殊保护和管理的 水产种质资源主要生长繁殖区域,以实现水产种质资源及其生存环境的保护和合理利用,水产种质资源保护区的建立对于保护水产种质资源起到重要作用^[1]。多年来,受气候变化、过度捕捞、环境污染、工程建设的影响,水产种质资源保护区的生态环境及主要保护对象受到巨大威胁,亟待开展水产种质资源遗传状况的研究和保护^[2]。溇湖鮑类国家级水产种质资源保护区位于江苏省

常州市武进区西南处溇湖水域的北端,保护区面积为 1 520 hm²,其中核心区面积 509 hm²,实验区面积 1 011 hm²。保护区特别保护期为全年,主要保护对象为翘嘴鮑(*Culter alburnus*)、蒙古鮑(*Culter mongolicus*)及达氏鮑(*Culter dabryi*)。迄今,尚有关于保护区保护对象 3 种鮑类遗传状况的研究。

遗传多样性是评价物种资源状况的一个重要指标,是物种适应周围环境变化、维持生存和进化的物质基础^[3]。因此,掌握物种的遗传多样性和遗传结构是开展生物种质资源保护和利用的前提和基础。鱼类的线粒体基因组是一种双链 DNA 分子,具有分子小、结构简单、编码效率高、母系遗传、重组率低、进化速率快等特点,已成为群体遗传学和系统学研究的重要分子标记^[4-5]。*COI* 基因是位于线粒体 DNA 的蛋白质编码基因,其长度适宜,进化速度适中又相对保守,被广泛应用于鱼类物种鉴

收稿日期:2021-04-08

基金项目:江苏省水生生物资源重大专项暨首次水生野生动物资源普查(编号:ZYHB16-3);2019 年淡水渔业资源监测(编号:2019-SJ-018-2);2020 年渔业生态监测(编号:2020-SJ-016-2)。
作者简介:李大命(1981-),男,河南省汝南人,博士,副研究员,主要从事大水面渔业资源监测和评估研究。E-mail:ldm8212@126.com。

[29] Ekanayake P M, de Zoysa M, Kang H S, et al. Cloning, characterization and tissue expression of disk abalone (*Haliotis discus discus*) catalase[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2008, 24(3): 267-278.

[30] 吕昊泽,刘 健,陈锦辉,等. 盐度对缢蛏超氧化物歧化酶和过

氧化氢酶活性的影响[J]. 海洋渔业, 2013, 35(4): 474-478.

[31] 姜 杰,丘红梅,张慧敏,等. 广东沿海海域海产品中重金属的含量及评价[J]. 环境与健康杂志, 2009, 26(9): 814-816.

[32] 陈红英,陈旭凌,陈笑霞,等. 华贵栉孔扇贝体内重金属含量及评价[J]. 微量元素与健康研究, 2015, 32(1): 33-34, 36.

定及群体遗传学领域,研究结果为认识鱼类种质遗传资源提供了重要依据^[6-9]。

本研究利用线粒体 DNA 的 *COI* 基因序列,首次探讨太湖鲇类国家级水产种质资源保护区主要保护对象的遗传多样性及遗传结构,研究结果可为掌握 3 种鲇类的种质资源遗传状况、科学保护及合理利用水产种质资源提供重要依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集和处理

2019 年 7—11 月和 2020 年 5 月、9 月,在太湖鲇类国家级自然保护区开展渔业资源调查。采用三层刺网采集鱼类样本,鱼类鉴定依据《江苏鱼类志》^[10]。共采集翘嘴鲇 46 尾,蒙古鲇 20 尾,达氏鲇 41 尾,测定样本体长与体质量。现场剪取样本的肌肉组织,置于无水乙醇中保存,带回实验室用于提取基因组 DNA。

1.2 DNA 提取、PCR 和测序

采用广谱性基因组提取试剂盒提取肌肉组织基因组 DNA。利用琼脂糖凝胶电泳检验 DNA 完整性及紫外分光光度计测定 DNA 浓度。

COI 基因扩增引物为 F1;5′-TCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC-3′和 R1;5′-TAGACTTCTGGTGGCCAAAGAATCA-3′^[11]。*COI* 基因的 PCR 体系为 50.0 μL,其中,含有 10 × PCR Buffer (含 20 mmol/L Mg²⁺) 5.0 μL, *Taq* DNA polymerase (5 U/μL) 0.4 μL, dNTP (各 2.5 mmol/L) 4.0 μL, 上、下游引物 (10 μmol/L) 各 2.0 μL, DNA 模板 1.0 μL (80 ng/μL), 剩余体积用超纯水补足。PCR 程序为:94 ℃ 预变性 4 min;94 ℃ 变性 40 s,55 ℃ 退火 40 s,72 ℃ 延伸 50 s,进行 30 个循环;最后 72 ℃ 延伸 5 min,4 ℃ 保存。

利用琼脂糖凝胶电泳对 PCR 产物进行检验,将合格的 PCR 产物送生工生物工程(上海)股份有限公司进行双向测序。

1.3 序列分析

使用 BioEdit 7.05.3 软件^[12]读取序列并辅以人工校对,利用 Clustal X 1.83 软件^[13]进行多序列比对。采用 MEGA 7.0 软件^[14]计算碱基组成、变异位点及保守位点,计算种内及种间的遗传距离,采用邻接法 (Neighbor-joining, NJ) 构建 3 种鲇类单倍型的分子系统发育树。利用 DnaSP 6.0 软件^[15]确定单倍型种类和个数,计算单倍型多样性指数 (*h*) 和

核苷酸多样性指数 (π),并进行 Tajima's *D* 和 Fu's *F_s* 中性检验。

2 结果

2.1 *COI* 基因序列碱基组成

经比对和分析,获得 3 种鲇类 *COI* 基因片段,长度为 630 bp,无碱基插入或缺失。翘嘴鲇 4 种碱基 A、T、G、C 的平均含量分别为 26.0%、28.3%、18.0% 和 27.7%。同样,蒙古鲇 4 种碱基的平均含量分别为 25.8%、27.3%、18.2% 和 28.7%,达氏鲇 4 种碱基的平均含量分别为 26.3%、28.7%、17.6% 和 27.4%。由表 1 可知,3 种鲇类的碱基组成相近,碱基 G 的含量最低,碱基 A + T 含量高于 G + C 含量,表现出明显碱基偏向性,其中,达氏鲇的 A + T 含量 (55.0%) 最高,蒙古鲇的 A + T 含量 (53.1%) 最低。

表 1 3 种鲇类的碱基组成

种类	碱基含量 (%)					
	A	T	G	C	A + T	G + C
翘嘴鲇	26.0	28.3	18.0	27.7	54.3	45.7
蒙古鲇	25.8	27.3	18.2	28.7	53.1	46.9
达氏鲇	26.3	28.7	17.6	27.4	55.0	45.0

2.2 群体遗传多样性

由表 2 可知,翘嘴鲇 46 条 *COI* 基因序列有 4 个变异位点,其中,1 个是单一信息位点,3 个是简约信息位点,定义 4 种单倍型,单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 0.422 和 0.000 85;蒙古鲇 20 条 *COI* 基因序列有 4 个变异位点,全部是简约信息位点,定义 4 种单倍型,单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 0.695 和 0.001 90;达氏鲇 41 条 *COI* 基因序列有 4 个变异位点,其中,3 个是单一信息位点,1 个是简约信息位点,定义 5 种单倍型,单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 0.230 和 0.005 3。整体来看,3 种鲇类的遗传多样性较低,其中蒙古鲇遗传多样性最高,达氏鲇遗传多样性最低。

翘嘴鲇群体有 4 种单倍型 (Hq1 ~ Hq4) 组成,其中,单倍型 Hq2 数量最多,有 34 个,占群体比例为 73.9%,单倍型 Hq4 有 2 个,单倍型 Hq1 和 Hq3 各有 1 个;蒙古鲇群体有 4 种单倍型 (Hm1 ~ Hm4) 组成,单倍型 Hm2 数量最多,有 10 个,占群体的比例为 50.0%,单倍型 Hm1 和 Hm4 各有 4 个,单倍型 Hm3 有 2 个;达氏鲇群体有 5 种单倍型 (Hd1 ~ Hd5) 组成,单倍型 Hd1 数量最多,有 36 个,占群体

表 2 3 种鲃类的遗传多样性及单倍型组成

种类	样本数量	变异位点	单倍型多样性	核苷酸多样性	单倍型(数量)
翘嘴鲃	46	4	0.422 ± 0.077	0.000 85 ± 0.000 20	Hq1(9), Hq2(34), Hq3(1), Hq4(2)
蒙古鲃	20	4	0.695 ± 0.079	0.001 90 ± 0.000 35	Hm1(4), Hm2(10), Hm3(2), Hm4(4)
达氏鲃	41	4	0.230 ± 0.086	0.000 53 ± 0.000 22	Hd1(36), Hd2(1), Hd3(1), Hd4(2), Hd5(1)

的比达 87.8%, 单倍型 Hd4 有 2 个, 单倍型 Hd2、Hd3 和 Hd5 各有 1 个。

2.3 种内和种间遗传距离

3 种鲃类的种内遗传距离均为 0.000 ~ 0.005, 翘嘴鲃和达氏鲃的种内遗传距离均值为 0.001, 蒙古鲃的种内遗传距离均值为 0.002。3 种鲃类的种间遗传距离为 0.031 ~ 0.043, 其中, 蒙古鲃和达氏鲃间的遗传距离最大, 蒙古鲃和翘嘴鲃之间的遗传距离最小。种内遗传距离均小于 2%, 种间遗传距离为种内遗传距离的 15.5 ~ 43.0 倍(表 3)。

表 3 3 种鲃类的种内及种间遗传距离

种类	种间遗传距离			种内遗传距离	
	翘嘴鲃	蒙古鲃	达氏鲃	范围	均值
翘嘴鲃	—	—	—	0.000 ~ 0.005	0.001
蒙古鲃	0.031	—	—	0.000 ~ 0.005	0.002
达氏鲃	0.035	0.043	—	0.000 ~ 0.005	0.001

2.4 分子系统发育

以鲤(*Cyprinus carpio*, MK843657.1)为外类群, 基于 NJ 法构建鲃类的分子系统发育树, 并应用 Bootstrap(重复次数 1 000)检验聚类树各分支置信度。由图 1 可知, 3 种鲃类均单独聚为独立分支, 且节点的置信度水平较高, 翘嘴鲃分支的支持率为 99%, 蒙古鲃和达氏鲃的分支支持率为 100%, 表明 *COI* 基因可作为鲃类鉴定的有效分子标记^[8]。同时可看出, 达氏鲃和翘嘴鲃最先聚集在一起, 然后与蒙古鲃聚集在一起, 表明达氏鲃和翘嘴鲃的亲缘关系较近, 与蒙古鲃的亲缘关系较远, 与王伟的研究结果^[16]一致。

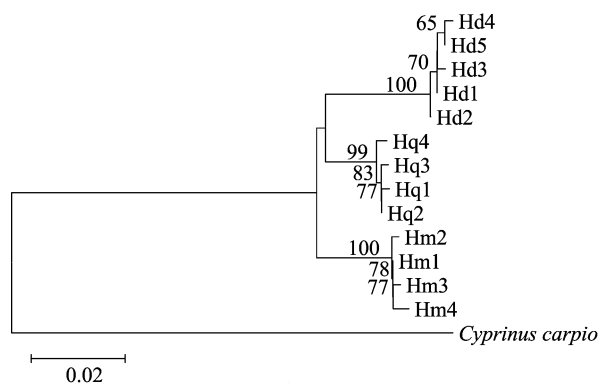


图 1 3 种鲃类的 NJ 系统发育树

2.5 群体进化历史

由表 4 可知, 利用 DnaSP 6.0 对 3 种鲃类进行 Tajiam's *D* 和 Fu's *F_s* 中性检验, 结果表明, 3 种鲃类的中性检验值均为负值, 但统计结果不显著 ($P > 0.1$)。由图 2 可知, 3 种鲃类的歧点分布图中, 歧点分布曲线呈明显的单峰型。

表 4 3 种鲃类的中性检验结果

种类	Tajima's <i>D</i>		Fu's <i>F_s</i>	
	检验值	<i>P</i>	检验值	<i>P</i>
翘嘴鲃	-0.951 99	>0.10	-0.399 86	>0.10
蒙古鲃	-0.399 90	>0.10	-0.287 34	>0.10
达氏鲃	-1.531 36	>0.10	-1.444 29	>0.10

3 讨论

3.1 3 种鲃类的遗传多样性

通常采用单倍型多样性指数(*h*)和核苷酸多样性指数(π)2 个常用参数衡量物种遗传多样性的高低, *h* 和 π 值越大, 表明群体的遗传多样性越丰富^[17]。本研究采用 *COI* 基因片段, 首次分析太湖鲃类国家级水产种质资源保护区主要保护对象的遗传多样性。结果显示, 翘嘴鲃、蒙古鲃和达氏鲃的单倍型多样性分别为 0.422、0.695 和 0.230, 核苷酸多样性分别为 0.000 85、0.001 90 和 0.000 53。Grant 和 Bowen 通过研究, 将鱼类的单倍型多样性指数和核苷酸多样性指数大小的阈值分别设定为 0.5 和 0.005^[18]。本研究结果表明, 3 种鲃类中只有蒙古鲃的单倍型多样性大于 0.5, 表明保护区 3 种鲃类的遗传资源较为贫乏。与三峡库区翘嘴鲃(*h*: 0.972 2 ~ 0.990 5, π : 0.002 4 ~ 0.014 1)、蒙古鲃(*h*: 0.866 7 ~ 1, π : 0.002 2 ~ 0.002 4)、达氏鲃(*h*: 0.969 0 ~ 1.000 0, π : 0.033 0 ~ 0.071 5)^[19]、长江中下游 5 个达氏鲃地理群体(*h*: 0.412 3, π : 0.001 1)^[20]及长江流域湖北段和江苏段 5 个蒙古鲃群体(*h*: 0.664, π : 0.002)^[21]的遗传多样性相比, 同样表明保护区 3 种鲃类的遗传多样性指数较小。多年来, 太湖环境污染严重, 蓝藻水华频繁发生, 水生植物消失, 涉水工程项目建设较多, 加之过度捕捞等多种不利因素的影响, 导致保护区鱼类的栖息

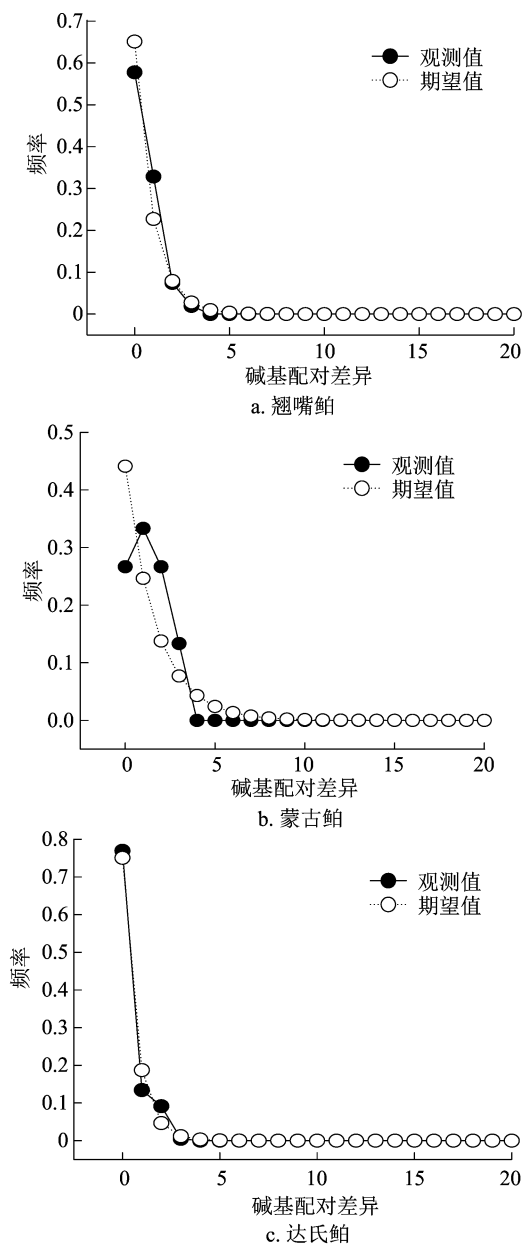


图2 3种鲌类的歧点分布曲线

环境被破坏,鱼类的小型化、低龄化趋势加剧,种群资源量下降,遗传多样性丧失^[22-25]。另外,受水利工程建设的影响,溇湖处于相对封闭状态,与周边水体的鱼类群体基因交流受阻,进一步导致溇湖鱼类种质资源遗传多样性下降^[26]。

一般来说,鱼类的遗传多样性特征与进化历史密切相关。Grant 和 Bowen 根据单倍型多样性和核苷酸多样性的关系,将群体遗传多样性分为 4 种模式:第一类模式为低 h 和低 π ($h < 0.5, \pi < 0.005$),表明种群近期经历了瓶颈效应;第二类模式为高 h 和低 π ($h \geq 0.5, \pi < 0.005$),表示是受瓶颈效应后群体数量的迅速扩张导致;第三类模式为低 h 和高

π ($h < 0.5, \pi \geq 0.005$),表示群体经历了轻微的瓶颈效应,但没有影响到核苷酸变异;第四类模式为高 h 和高 π ($h \geq 0.5, \pi \geq 0.005$),表示群体稳定且具有比较悠久的进化历史^[18]。本研究结果显示,翘嘴鲌和达氏鲌的单倍型多样性 < 0.5 ,核苷酸多样性 < 0.005 ,属于第一种类型;蒙古鲌单倍型多样性 > 0.5 ,核苷酸多样性 < 0.005 ,属于第二种类型,这表明 3 种鲌类近期均经历了瓶颈效应,群体尚未有足够长的时间积累遗传变异。3 种鲌类的中性检验结果显示,Tajima's D 值和 Fu's F_s 值均为负值,但统计结果不显著,表明进化过程中偏离了中性选择,发生轻微的有害突变或有害突变被清除^[27-28]。3 种鲌鱼的歧点分布图呈现单峰型^[29],综合来看,表明 3 种鲌鱼进化历史上经历了不明显的种群扩张过程。

3.2 3 种鲌类的遗传结构

Hebert 等基于 COI 序列,对动物界 11 个门、13 320 个物种进行了研究,结果显示,种内遗传距离多在 2% 以下^[30]。本研究结果显示,翘嘴鲌、蒙古鲌和达氏鲌的种内遗传距离均为 0.000 ~ 0.005,明显 $< 2\%$,这说明在保护区内 3 种鲌类群体是一个自由交配的群体,群体内个体间存在广泛的基因交流。从单倍型组成来看,特定类型的单倍型在群体中占据明显优势,翘嘴鲌的优势单倍型 Hq2 有 34 个,占群体的比例为 73.9%,蒙古鲌的优势单倍型 Hm2 有 10 个,占群体的比例为 50%,达氏鲌的优势单倍型 Hd1 有 36 个,占群体的比例为 87.8%,说明 3 种鲌类群体的遗传组成趋于单一化,这可能由于鲌类的群体数量较小,受遗传漂变的影响所致^[31]。从保护生物学的角度来看,数量较少的单倍型容易丢失,对种群的遗传多样性产生较大影响,更需要加大保护力度。

3.3 鲌类种质资源保护

本研究显示,种质资源保护区的 3 种鲌类遗传多样性水平较低,种群遗传组成单一化,需要采取措施保护和修复鲌类资源,提高遗传多样性水平:(1)控制环境污染,治理蓝藻水华,改善鱼类的栖息环境;(2)构建水域生态牧场和建设人工鱼巢,为繁殖和孵化提供基质和空间;(3)开展增殖放流,补充鱼类资源量,优化鱼类遗传结构;(4)强化执法,严厉打击非法捕捞,保护鱼类繁殖和生长。

参考文献:

[1] 郭子良,张曼胤,崔丽娟,等. 中国国家级水产种质资源保护区建

- 设及其发展趋势分析[J]. 水生生态学杂志,2019,40(5):112-118.
- [2] 盛强,茹辉军,李云峰,等. 中国国家级水产种质资源保护区分布格局现状与分析[J]. 水产学报,2019,43(1):62-80.
- [3] 钱迎倩,马克平. 生物多样性研究的原理与方法:生物多样性研究系列专著 1[M]. 北京:中国科学技术出版社,1994:13-36.
- [4] 肖武汉,张亚平. 鱼类线粒体 DNA 的遗传与进化[J]. 水生生物学报,2000,24(4):384-391.
- [5] 袁娟,张其中,罗芬. 鱼类线粒体 DNA 及其在分子群体遗传研究中的应用[J]. 生态科学,2008,27(4):272-276.
- [6] 彭居俐,王绪祯,王丁,等. 基于线粒体 *COI* 基因序列的 DNA 条形码在鲤科鲃属鱼类物种鉴定中的应用[J]. 水生生物学报,2009,33(2):271-276.
- [7] 张龙岗,杨玲,李娴,等. 利用 mtDNA *COI* 基因序列分析引进的澳洲虫纹鳊鲃群体遗传多样性[J]. 水产学杂志,2013,26(2):14-18.
- [8] 王利华,罗相忠,王丹,等. 基于 *COI* 和 *Cytb* DNA 条形码在鲃属鱼类物种鉴定中的应用[J]. 淡水渔业,2019,49(4):22-28.
- [9] 李大命,孙文祥,许飞,等. 高邮湖大银鱼、太湖新银鱼 *Cytb* 和 *COI* 基因序列多态性分析[J]. 水产科学,2020,39(2):258-264.
- [10] 倪勇,伍汉霖. 江苏鱼类志[M]. 北京:中国农业出版社,2006:283-288.
- [11] Ward R D, Zemlak T S, Innes B H, et al. DNA barcoding Australia's fish species[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Series B, Biological Sciences), 2005, 360(1462):1847-1857.
- [12] Hall T A. BioEdit: A user - friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95 /98 /NT[J]. Nucleic Acids Symp Ser, 1999, 41:95-98.
- [13] Thompson J D, Gibson T J, Plewniak F, et al. The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools[J]. Nucleic Acids Research, 1997, 25(24):4876-4882.
- [14] Kumar S, Stecher G, Tamura K. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets[J]. Molecular Biology and Evolution, 2016, 33(7):1870-1874.
- [15] Rozas J, Ferrer - Mata A, Sánchez - Delbarrio J C, et al. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets[J]. Molecular Biology and Evolution, 2017, 34(12):3299-3302.
- [16] 王伟. 翘嘴鲌 (*Culter alburnus*) 群体遗传多样性及鲃亚科鱼类系统发生的研究[D]. 上海:华东师范大学,2007.
- [17] 沙航,罗相忠,李忠,等. 基于 *COI* 序列的长江中上游鲢 6 个地理群体遗传多样性分析[J]. 中国水产科学,2018,25(4):783-792.
- [18] Grant W, Bowen B. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation[J]. Journal of Heredity, 1998, 89(5):415-426.
- [19] 王丹,程庆武,杨镇宇,等. 三峡库区鲃属鱼类线粒体 *COI* 基因遗传多样性的初步分析[J]. 水生生物学报,2015,39(5):1054-1058.
- [20] 谢佳燕,颜渊,杨钰慧. 达氏鲃不同地理种群线粒体 *COI* 基因遗传多态性的研究[J]. 江苏农业科学,2019,47(3):37-40.
- [21] 谢佳燕,颜渊,杨钰慧,等. 基于线粒体 *COI* 基因序列的蒙古鲃群体遗传结构分析[J]. 淡水渔业,2019,49(3):3-7.
- [22] 彭自然,陈立婧,江敏,等. 太湖水质调查与富营养状态评价[J]. 上海水产大学学报,2007,16(3):252-258.
- [23] 周刚. 太湖水生植物生物量、演替规律及合理利用[J]. 湖泊科学,1997,9(2):175-182.
- [24] 童合一,刘其根,陈马康,等. 太湖天然鱼类小型化及其对策[J]. 上海水产大学学报,1992,1(增刊2):124-135.
- [25] 唐晟凯,张彤晴,孔优佳,等. 太湖鱼类类群调查及渔获物分析[J]. 水生生态学杂志,2009,30(6):20-24.
- [26] 张迪,雷光春,龚成,等. 基于 *COI* 基因序列的太湖新银鱼遗传多样性[J]. 湖泊科学,2012,24(2):299-306.
- [27] Fu Y X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection[J]. Genetics, 1997, 147(2):915-925.
- [28] Hickerson M J, Meyer C P. Testing comparative phylogeographic models of marine vicariance and dispersal using a hierarchical Bayesian approach[J]. BMC Evolutionary Biology, 2007, 8(3):322-340.
- [29] Barbosa A M, Real R, Munoz A R, et al. New measures for assessing model equilibrium and prediction mismatch in species distribution models[J]. Diversity and Distributions, 2013, 19(10):1333-1338.
- [30] Hebert P D N, Ratnasingham S, deWaard U R, et al. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species[J]. Proceeding of the Royal Society of London B: Biological Science, 2003, 270(suppl. 1):96-99.
- [31] 沈银柱,黄占景. 进化生物学[M]. 北京:高等教育出版社,2018:145-146.