

# 增殖放流对石岛近海三疣梭子蟹遗传特征的影响

蔡紫紫<sup>1</sup>, 张才先<sup>2</sup>, 李 渊<sup>1,3</sup>, 刘 成<sup>4</sup>, 向佳丽<sup>1,3</sup>, 林龙山<sup>1,3</sup>, 宋普庆<sup>1</sup>, 张 静<sup>2</sup>

(1. 自然资源部第三海洋研究所, 福建 厦门 361005; 2. 集美大学水产学院, 福建 厦门 361021;  
3. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306; 4. 同济大学海洋地质国家重点实验室, 上海 200092)

**[摘要]** 为了解增殖放流后山东石岛近海三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)遗传特征的变化情况, 对采自石岛近海2016年和2020年两个年份三疣梭子蟹群体的遗传多样性和遗传结构进行分析。结果显示: 两个群体的单倍型多样性均较高, 表现出较高的遗传多样性; 群体间遗传分化指数 $F_{ST}$ 值显示群体内部遗传差异大于群体间, 且统计检验不显著, 表明两群体间无明显遗传分化; 分子方差分析(AMOVA)结果和单倍型邻接系统发育树(NJ)也显示两群体间无明显遗传分化。由此可得, 经增殖放流, 石岛近海2016—2020年三疣梭子蟹群体遗传多样性较高并未发生显著的遗传分化, 种质资源较好。

**[关键词]** 三疣梭子蟹; 增殖放流; 线粒体DNA控制区; 遗传多样性; 遗传结构

**[中图分类号]** S 932.52

## The Effect of *Portunus trituberculatus* Enhancement and Release on Their Genetic Signature in the Coastal Waters of Shidao

CAI Zizi<sup>1</sup>, ZHANG Caixian<sup>2</sup>, LI Yuan<sup>1,3</sup>, LIU Cheng<sup>4</sup>, XIANG Jiali<sup>1,3</sup>, LIN Longshan<sup>1,3</sup>,  
SONG Puqing<sup>1</sup>, ZHANG Jing<sup>2</sup>

(1. Third Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Xiamen 361005, China; 2. Fisheries College, Jimei University, Xiamen 361021, China; 3. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;  
4. State Key Laboratory of Marine Geology, Tongji University, Shanghai 200092, China)

**Abstract:** In order to understand the changes in the genetic characteristics of *P. trituberculatus* in the coastal waters of Shidao after enhancement and releasing, this paper analyzed the genetic diversity and genetic structure of *P. trituberculatus* populations based on mitochondrial DNA control region sequences. And the *P. trituberculatus* populations were collected from the coastal waters of Shidao in 2016 and 2020. The results showed that haplotype diversity of the two populations was high, showing high genetic diversity. The genetic differentiation index  $F_{ST}$  value between the populations showed that the genetic difference within the population was greater than that between the populations, and the statistical test was not significant. It means that there was no obvious genetic differentiation between the two populations. Both analysis of molecular variance(AMOVA) and neighbor-joining tree also reached the same conclusion. To sum up, enhancement and releasing of *P. trituberculatus* in the coastal waters of Shidao from 2016 to 2020, the population genetic diversity was relatively high without significant genetic differentiation, and the germplasm resources were good.

**[收稿日期]** 2021-07-26

**[基金项目]** 全球变化与海气相互作用专项(GASI-02-PAC-YD spr/sum/aut); 海洋三所基本科研业务费专项(2019017, 2019018)

**[作者简介]** 蔡紫紫(1998—)女, 硕士生, 从事渔业生态、分子生物学方向研究。通信作者: 张静(1979—), 女, 副教授, 硕导, 从事渔业生物与生态、分子生物学研究。E-mail: jingzhang2000@126.com

**Keywords:** *Portunus trituberculatus*; enhancement and release; mitochondrial DNA control region; genetic diversity; genetic structure

## 0 引言

石岛位于山东省威海市荣成市, 濒临黄海, 素有渔业重镇的美誉<sup>[1]</sup>, 著名的石岛渔场由此而生。三疣梭子蟹 (*Portunus trituberculatus*) 是该海域具有较高经济价值的种类之一<sup>[2]</sup>, 同时也是山东半岛沿海全年的优势种之一<sup>[3]</sup>。三疣梭子蟹隶属十足目 (Decapoda) 梭子蟹科 (Portunidae) 梭子蟹属 (*Portunus*), 是北方主要的大型可食用海产经济蟹类, 具有较高的食用价值和经济价值<sup>[4-5]</sup>。20 世纪 60 年代我国才开始开发利用三疣梭子蟹资源<sup>[6]</sup>, 而 20 世纪 80 年代山东近海就已进入过度捕捞阶段, 梭子蟹渔业资源遭到严重破坏<sup>[7]</sup>。近十几年来由于环境污染加剧, 捕捞强度持续加大, 引发了一系列海洋环境和生态问题, 影响了生态环境的可持续发展, 导致了包括三疣梭子蟹在内的海洋渔业资源出现不同程度的衰退。

张玉钦<sup>[6]</sup>对山东近海渔业资源的研究表明, 2015—2016 年三疣梭子蟹等渔业资源仍处于过度开发阶段, 但其作为山东半岛近海优势种和经济种的地位未发生变化。为缓解三疣梭子蟹资源的衰退状况, 促进资源恢复, 山东沿海地区开展了大量的增殖放流工作, 主要放流区域为靖海湾、五垒岛湾、乳山湾、丁字湾、胶州湾、桑沟湾、黄家塘湾等, 放流时间自每年的六月初到六月末<sup>[8]</sup>。由于三疣梭子蟹具有一定的游泳能力, 会在近岸进行短距离洄游, 在桑沟湾和靖海湾之间的石岛湾, 虽不是放流区域但同样会受到增殖放流的影响。

大规模的放流活动会对物种的遗传多样性、遗传结构和种质资源状况产生一定的影响。郭天慧等<sup>[9]</sup>对三疣梭子蟹线粒体 DNA 的 16S rRNA 和 COI 基因片段进行研究, 高保全等<sup>[10]</sup>检测了三疣梭子蟹野生群体的同工酶, 冯冰冰等<sup>[11]</sup>利用线粒体 DNA 控制区进行四大海域野生三疣梭子蟹群体研究, 董志国<sup>[12]</sup>利用扩增片段长度多态性 (amplified fragment length polymorphism, AFLP) 标记、线粒体控制区 D-loop 全基因序列标记、微卫星标记 (simple sequence repeats, SSR) 及荣晔婧<sup>[13]</sup>利用 DArT 技术 (diversity arrays technology, DArT) 对三疣梭子蟹进行遗传学研究, 均表明三疣梭子蟹种质资源水平较好。

三疣梭子蟹是首个线粒体全序列基因组被测通的蟹类。物种间线粒体基因组大小的差异主要存在于线粒体 DNA 控制区 (control region), 而控制区是线粒体基因组中唯一的非编码区, 进化速率较快<sup>[14-16]</sup>, 用其分析群体的遗传多样性水平和遗传分化情况具有独特的优势<sup>[16-17]</sup>。目前, 关于三疣梭子蟹线粒体 DNA 控制区的应用研究较少, 仅冯冰冰等<sup>[11]</sup>、董志国等<sup>[18]</sup>、杨爽等<sup>[19]</sup>少数学者有所研究, 而单独针对石岛近海增殖放流后三疣梭子蟹的种质资源、遗传多样性和遗传结构是否发生变化的研究尚未见报道。

因此, 本研究基于线粒体控制区序列, 对 2016、2020 年采自石岛近海的三疣梭子蟹群体的遗传多样性和遗传结构进行分析, 旨在探究经多年的增殖放流后, 石岛近海三疣梭子蟹遗传特征的变化情况, 以期为其种质资源的保护和管理、资源恢复和高效利用, 以及生态保护和修复方面政策的制定等提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

2016 年 9 月和 2020 年 9 月在山东荣成市石岛近岸海域进行渔业资源调查。根据调查范围内水域底质和周围环境的具体情况, 设定调查海域范围为 36°30'N ~ 38°30'N, 122°10'E ~ 123°10'E。调查网具为桁杆拖网, 每站拖网时间为 30 min 左右。所获取的样品先用冰鲜方法暂存, 待当天作业结束后放入 -20 °C 冰柜保存。

从三疣梭子蟹 2016 年 (RC) 和 2020 年 (RCN) 样品中分别随机选取 30 尾用于本研究。所有三疣梭子蟹样品的形态学鉴定参照黄宗国等<sup>[5]</sup>的分类标准, 鉴定准确无误后, 取其蟹螯肌肉用 95% 的酒精固定, 于 -20 ℃ 下保存备用。采用天根海洋动物组织基因组 DNA 提取试剂盒提取其基因组 DNA, 于 4 ℃ 保存备用。

1.2 PCR 扩增与序列测定

采用杨爽等<sup>[19]</sup>设计的三疣梭子蟹线粒体 DNA 控制区引物 (CR-AR: 5'-ACTAC ACGCA ACAAC TCTCA-3'; CR-BR: 5'-AATCT TTCTG GATTC TCCTA-3') 对其 DNA 控制区片段进行扩增。PCR 反应体系的总体积为 25 μL, 包括 10 × Buffer 2.5 μL, dNTP 2 μL, Taq 酶 0.15 μL, 上下游引物各 1 μL (5 mmol/L), DNA 模板 1 μL, 最后加入 17.35 μL 灭菌的超纯水补足至 25 μL。PCR 反应条件为: 预变性 94 ℃、5 min; 变性 94 ℃、30 s, 退火 52 ℃、30 s, 延伸 72 ℃、40 s, 循环 32 次; 延伸 72 ℃、10 min。

采用 1.5% (质量分数) 的琼脂糖凝胶对 PCR 产物进行电泳, 选取浓度合格的产物送至青岛派森诺基因科技有限公司进行测序, 并将三疣梭子蟹线粒体 DNA 控制区序列单倍型上传 Genbank (MZ926943 ~ MZ926992)。

1.3 数据分析

使用 DNASTar (Lasergene V7.1.0) 软件包<sup>[20]</sup>编辑、校正和对比分析三疣梭子蟹线粒体 DNA 控制区序列。

使用 Arlequin 3.5 软件<sup>[21]</sup>计算两个三疣梭子蟹群体的遗传多样性参数, 主要包括: 单倍型数量 (haplotype number)、单倍型多样性 (haplotype diversity)、核苷酸多样性 (nucleotide diversity)、平均核苷酸差异数 (mean number of pairwise differences)、群体间的遗传分化指数  $F_{ST}$  和分子变异方差分析 (analysis of molecular variance, AMOVA)。

以远海梭子蟹 (*P. pelagicus*) (KM977882、NC\_026209) 为外群, 使用 MEGA 5.10 软件<sup>[22]</sup>构建三疣梭子蟹单倍型邻接系统发育树 (NJ), 并对各分支的置信度进行 1000 次检验。

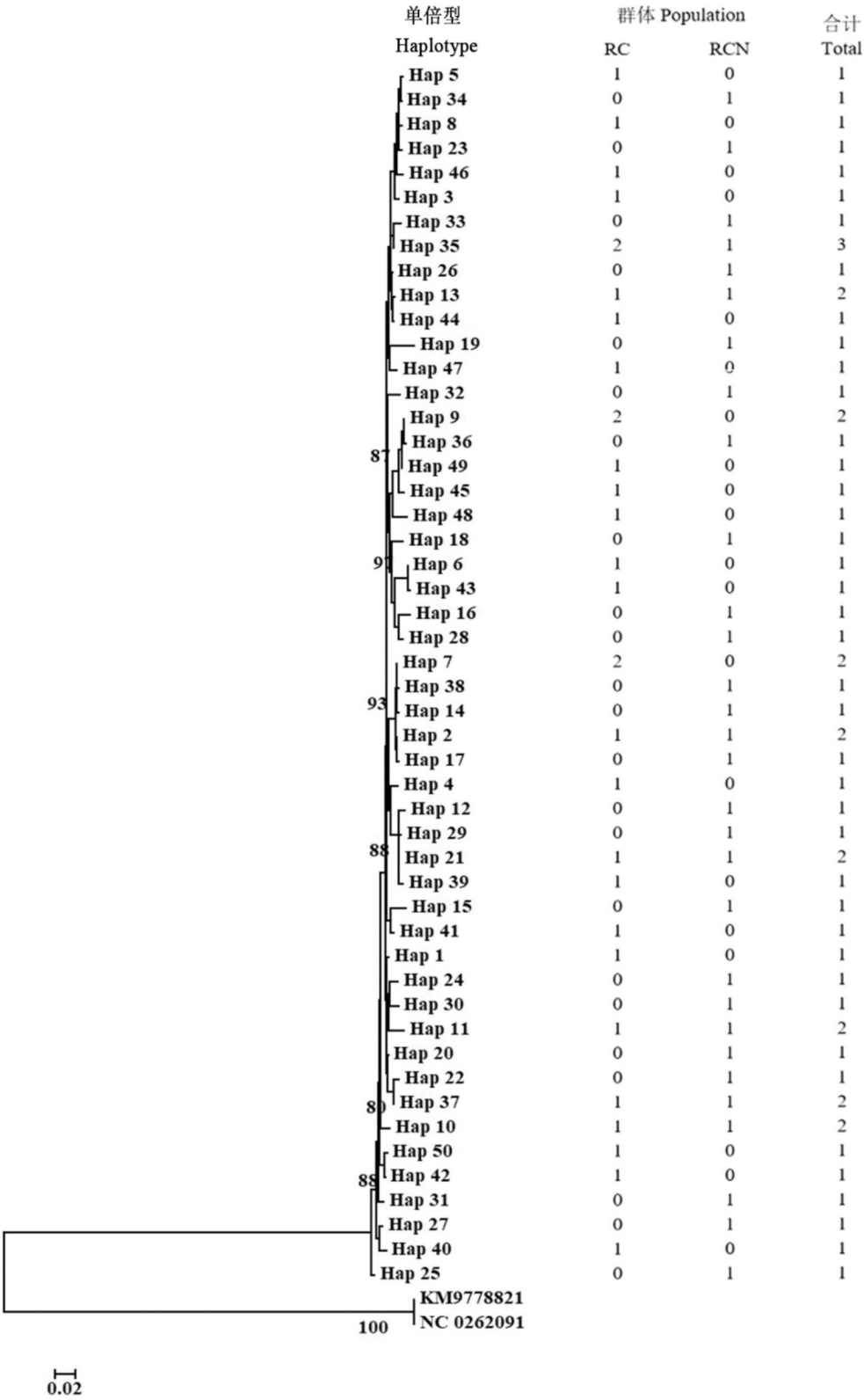
2 结果与分析

2.1 遗传多样性

两个三疣梭子蟹群体共获得 60 条序列, 经人工比对后获得目的片段 512 bp。共检测到变异位点 87 个, 简约信息位点 54 个, 单一信息位点 33 个, 4 处插入/缺失。A + T 含量 (73.07%) 明显高于 G + C 含量 (26.93%), 表现出一定的 AT 偏好性。60 条 CR 序列共检测出 50 个单倍型, 两个群体的单倍型数分别为 30 个和 27 个, 两个群体间共享单倍型 7 个 (14%), 特有单倍型 (unique haplotype) 43 个 (86%) (见图 1)。三疣梭子蟹整体的单倍型多样性为 (0.994 ± 0.004), 表现出高的遗传多样性水平。其中, 2016 年采集的三疣梭子蟹群体单倍型多样性最高, 为 (1.000 ± 0.009) (见表 1)。

表 1 三疣梭子蟹两个群体的样品信息和遗传多样性参数  
Tab. 1 Sample information and genetic diversity parameters in two populations of *P. trituberculatus*

群体 Population	采样时间 Sampling time	样品数量 Number of samples	单倍型数量 Haplotypes number	单倍型多样性 Haplotype diversity	核苷酸多样性 Nucleotide diversity	平均核苷酸差异数 Mean number of pairwise differences
RC	2016 - 09	30	30	1.000 ± 0.009	0.024 ± 0.013	12.425 ± 5.770
RCN	2020 - 09	30	27	0.993 ± 0.011	0.022 ± 0.011	11.232 ± 5.245
合计 Total		60	50	0.994 ± 0.004	0.023 ± 0.012	11.769 ± 5.403



RC—荣成石岛 2016 年 9 月三疣梭子蟹群体 *P. trituberculatus* population collected from 2016  
RCN—荣成石岛 2020 年 9 月三疣梭子蟹群体 *P. trituberculatus* population collected from 2020

图 1 三疣梭子蟹单倍型分布及以远海梭子蟹为外群构建的 NJ 系统发育树

Fig.1 Distribution of haplotypes among two *P. trituberculatus* populations and its NJ tree constructed with *P. pelagicus*

2.2 遗传结构

以远海梭子蟹 (*P. pelagicus*) 为外群, 用 50 个三疣梭子蟹线粒体 CR 单倍型构建 NJ 系统发育树。结果显示, 所有三疣梭子蟹单倍型聚类为一支, 与远海梭子蟹序列明显区分开, 系统发育树的拓扑结构较简单, 无明显谱系结构 (见图 1)。

两群体间遗传分化指数  $F_{ST}$  值为  $-0.010$ , 且统计检验不显著 (见表 2)。负值表明三疣梭子蟹群体内遗传差异大于群体间, 群体间遗传分化较小。利用 AMOVA 来检测三疣梭子蟹的群体遗传结构, 将两个群体作为一个基因池进行分析, 发现三疣梭子蟹群体间分化极其微弱, 遗传差异主要来自群体内, 且不显著。

表 2 基于线粒体 DNA 控制区对三疣梭子蟹群体的分子方差分析 (AMOVA)  
Tab.2 AMOVA of *P. trituberculatus* populations based on mtDNA CR sequences

变异来源 Source of variation	方差和 Sum of squares	变异百分比 Percentage of variation	$F$ -statistics	$P$
群体间 Among population	4.167	$-0.990$	$-0.010$	$0.835 \pm 0.012$
群体内 Within population	343.033	100.990		

3 讨论

3.1 遗传多样性

遗传多样性是物种长期生存进化的产物, 是其持续生存、适应环境、发展和进化的前提条件。某一物种能否在生物圈中持续地生存和繁衍, 取决于该物种的遗传多样性高低。遗传多样性越高, 越容易适应环境, 分布的范围也越广, 进化潜能越高<sup>[23-24]</sup>。单倍型多样性指数和核苷酸多样性指数是用于判断物种遗传多样性的两个重要指数<sup>[25]</sup>。本研究结果中, 三疣梭子蟹 2016 年群体和 2020 年群体单倍型多样性均较高 (2016 年 1.000; 2020 年 0.993), 核苷酸多样性均较低 (2016 年 0.024; 2020 年 0.022), 表明两群体均具有高遗传多样性水平。冯冰冰等<sup>[11]</sup>研究发现我国四大海域三疣梭子蟹群体的遗传多样性各有优势, 黄海采样群体表现出高单倍型多样性和低核苷酸多样性。杨爽等<sup>[19]</sup>研究表明山东沿海三疣梭子蟹群体同样具有较高的遗传多样性水平。吕海波<sup>[26]</sup>对辽东湾群体的研究结果也支持这一结论。上述研究均表明增殖放流工作开展后, 三疣梭子蟹仍保持着较高的遗传多样性水平, 与本研究结果一致。

如此之高的遗传多样性水平可能与三疣梭子蟹的繁殖习性有关。三疣梭子蟹为广温性种类, 适宜水温为  $17 \sim 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 随着水温的变化做季节性短距离洄游。黄海三疣梭子蟹的交配繁殖时间为 4 月到 10 月, 而山东省自 2017 年将伏季休渔时间提前一个月, 即从 5 月开始休渔<sup>[4-5,27]</sup>, 三疣梭子蟹得以更好地休养、繁殖, 因而能保证三疣梭子蟹在自然海域有大量的补充群体。另外, 三疣梭子蟹养殖苗种主要以海捕为主, 人工苗种所占比例较少<sup>[28]</sup>。因此, 三疣梭子蟹放流群体有充分的亲本保证, 避免少亲本多子代导致遗传多样性降低的现象发生, 使得三疣梭子蟹在渔业资源衰退的今天仍保持着较高的遗传多样性水平。

3.2 遗传结构

在群体遗传学中, 遗传分化指数  $F_{ST}$  是最常用于衡量群体间遗传分化程度的一个参数,  $F_{ST}$  值高则等位基因在不同群体中越固定, 说明群体间遗传分化大。Wright<sup>[29]</sup>在群体间遗传分化标准中提出: 当  $F_{ST} < 0.05$ , 说明群体间遗传分化很小, 基本忽略不计, 认为无遗传分化; 当  $0.05 \leq F_{ST} < 0.15$ , 说明群体间中度遗传分化; 当  $0.15 \leq F_{ST} < 0.25$ , 说明遗传分化程度高; 当  $F_{ST} \geq 0.25$ , 认为群体间已有很大的遗传分化。在本研究中, 三疣梭子蟹 2016 年群体和 2020 年群体间遗传分化指数  $F_{ST}$  为  $-0.010$ , 群体间遗传分化很小, 可能与其遗传特性有关。三疣梭子蟹群体具有连续的世代及稳定传递的遗传物质, 因而其群体遗传变异在时间尺度上较为稳定, 两群体间遗传分化较小, 群体间遗传结构未发生明



显变化。目前,不少学者<sup>[30-31]</sup>已证明增殖放流会对自然海域中的群体产生一定的遗传学影响,并从遗传多样性保护的角度出发,探讨了渔业资源增殖放流的利与弊。2016 年,吕海波<sup>[26]</sup>利用分子标记对辽东湾增殖放流的三疣梭子蟹群体进行了研究,发现放流群体与野生群体间形成了中度遗传分化,但未形成对应的谱系结构,主要的遗传变异还是发生在群体内,这与杨爽等<sup>[19]</sup>的研究结论相似,与本研究结果也相一致。本研究的三疣梭子蟹群体的  $F_{ST}$  值和 AMOVA 分析都表明,2016 年群体与 2020 年群体间无明显遗传分化,虽然很多历史单倍型缺失,且采样策略、样品数量也可能对结果有一定的影响,但本结果足以表明到目前为止石岛近海三疣梭子蟹群体种质资源良好。

## 4 结论

对石岛附近海域三疣梭子蟹群体进行增殖放流后,三疣梭子蟹 2016 年、2020 年群体均呈现出较高的遗传多样性水平,同时两个三疣梭子蟹群体之间无显著遗传分化,遗传分化主要发生在群体内,这可能是与放流群体的遗传信息和石岛海域野生群体遗传信息差别不大有关。本研究认为,到目前为止,石岛近岸海域三疣梭子蟹的种质资源良好,近几年的增殖放流工作未对其产生不良影响,但后续依旧需要加强对增殖放流工作的监测及放流效果的管理。

同时,本研究进一步推测,若三疣梭子蟹放流群体与野生群体的遗传信息差异大时,可能会引起群体间遗传多样性、遗传结构和种质资源的变化。未来的研究仍需探讨如何选取适宜的三疣梭子蟹群体用于增殖放流,确保增殖放流工作合理开展,减缓三疣梭子蟹资源衰退状况,保障三疣梭子蟹资源的可持续开发与利用。

## [ 参 考 文 献 ]

- [1] 张学颜. 胶东半岛上的一颗明珠——新兴的渔业基地石岛镇 [J]. 渔业现代化, 1983(3): 41.
- [2] 吕廷晋. 2010—2017 年山东南部近海重要渔业资源评估 [D]. 烟台: 烟台大学, 2018.
- [3] 李科震. 山东半岛沿海主要虾蟹类资源生物学的研究 [D]. 烟台: 烟台大学, 2019.
- [4] 戴爱云, 冯钟琪, 宋玉枝, 等. 三疣梭子蟹渔业生物学的初步调查 [J]. 动物学杂志, 1977(2): 30-33.
- [5] 黄宗国, 林茂. 中国海洋生物图集: 第六册 [M]. 北京: 海洋出版社, 2012: 166.
- [6] 张玉钦. 2015—2016 年山东近海主要渔业资源现状分析 [D]. 烟台: 烟台大学, 2018.
- [7] 迟大利, 阎斌伦, 高焕, 等. 三疣梭子蟹分子生物学研究进展 [J]. 水产养殖, 2008(4): 11-15.
- [8] 赵国庆, 邱盛尧, 张玉钦, 等. 山东半岛南部三疣梭子蟹增殖放流群体贡献率 [J]. 水产科学, 2018, 37(5): 591-598.
- [9] 郭天慧, 孔晓瑜, 陈四清, 等. 三疣梭子蟹线粒体 DNA 16S rRNA 和 COI 基因片段序列的比较研究 [J]. 中国海洋大学学报 (自然科学版), 2004, 34(1): 22-28.
- [10] 高保全, 刘萍, 李健, 等. 三疣梭子蟹野生群体同工酶的遗传多态性分析 [J]. 水产学报, 2007, 31(1): 1-6.
- [11] 冯冰冰, 李家乐, 牛东红, 等. 我国四大海域三疣梭子蟹线粒体控制区基因片段序列比较分析 [J]. 上海水产大学学报, 2008, 17(2): 134-139.
- [12] 董志国. 中国沿海三疣梭子蟹群体形态、生化与分子遗传多样性研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2012.
- [13] 荣晔婧, 陈强, 史雨红, 等. 基于 DArd 标记的三疣梭子蟹地理种群遗传多样性分析 [J]. 生物学杂志, 2014, 31(2): 18-21.
- [14] MORITZ C, DOWLING T E, BROWN W M. Evolution of animal mitochondrial DNA: relevance for population biology and systematics [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1987, 18(1): 269-292.
- [15] 陈星, 沈永义, 张亚平. 线粒体 DNA 在分子进化研究中的应用 [J]. 动物学研究, 2012, 33(6): 566-573.
- [16] 徐敬明. 蟹类线粒体 DNA 的研究与应用 [J]. 中国海洋大学学报 (自然科学版), 2006, 36(6): 879-884.
- [17] 方李宏, 薛俊增, 董双林. 甲壳动物线粒体 DNA 的研究 [J]. 海洋湖沼通报, 2004(2): 59-65.
- [18] 董志国, 李晓英, 王普力, 等. 基于线粒体 D-loop 基因的中国海三疣梭子蟹遗传多样性与遗传分化研究 [J]. 水产学报, 2013, 37(9): 1304-1312.

- [19] 杨爽, 宋娜, 张秀梅, 等. 基于线粒体控制区序列的三疣梭子蟹增殖放流亲蟹遗传多样性研究 [J]. 水产学报, 2014, 38(8): 1089-1096.
- [20] BURLAND T G. DNASTAR's lasergene sequence analysis software [J]. Methods in Molecular Biology, 2000, 132: 71-91.
- [21] LIBRADO P, ROZAS J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data [J]. Bioinformatics, 2009, 25(11): 1451-1452.
- [22] TAMURA K, PETERSON D, PETERSON N, et al. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods [J]. Molecular Biology Evolution, 2011, 28(10): 2731-2739.
- [23] LAIKRE L, PALM S, RYMAN N. Genetic population structure of fishes: implications for coastal zone management [J]. AMBIO: Journal of the Human Environment, 2005, 34(2): 111-119.
- [24] 宋娜, 周伟, 金斌松, 等. 基于线粒 DNA 控制区高变区的黄河流域光泽黄颡鱼群体遗传学分析 [J]. 中国海洋大学学报 (自然科学版), 2018, 48(8): 20-26.
- [25] SOLTIS P S, SOLTIS D E. Genetic variation in endemic and widespread plant species: examples from Saxifragaceae and Polystichum (Dryopteridaceae) [J]. Aliso, 1991, 13(1): 215-223.
- [26] 吕海波. 分子标记在三疣梭子蟹增殖放流中的应用研究 [D]. 大连: 大连海洋大学, 2016.
- [27] 薛俊增, 堵南山, 赖伟, 等. 中国三疣梭子蟹 *Portunus trituberculatus* Miers 的研究 [J]. 东海海洋, 1997, 15(4): 61-66.
- [28] 郑宽宽, 何杰, 许文军. 海捕三疣梭子蟹的捕捞生产和研究现状 [J]. 浙江海洋大学学报 (自然科学版), 2019, 38(2): 161-167.
- [29] WRIGHT S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating [J]. Evolution, 1965, 19(3): 395-420.
- [30] ARAKI H, SCHMID C. Is hatchery stocking a help or harm? evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys [J]. Aquaculture, 2010, 308(s1): S2-S11.
- [31] 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.

(责任编辑 朱雪莲 英文校对 黄力行)