印度洋-西太平洋海洋动物谱系地理演化格局*

何利军^{1,2} 任慧敏¹ 许莎莎¹ 张 经¹

(1. 华东师范大学河口海岸学国家重点实验室 上海 200241; 2. 华东师范大学崇明生态研究院 上海 202162)

摘要 印度洋和西太平洋海域、拥有大量浅海大陆架、边缘海和岛屿、孕育了全球最丰富的初级 生产力和渔业资源、尤其是作为该区域陆源物质输入、两大洋能量汇聚中心和生物多样性中心的东 印度三角、在全球海洋生物分布和进化中扮演了重要角色。本文结合物理海洋和化学海洋环境、通过 线粒体基因和核基因等分子标记研究结果、归纳分析了印度洋和西太平洋区域海洋动物谱系生物地 理演化格局及其可能的成因。具体结果如下:(1) 雷州半岛-海南岛、冰期暴露的台湾海峡和长江冲淡 水等沿岸海区,阻碍了海洋动物在海区间的扩散,南海、东海和黄、渤海广布类群,多由一个星状辐射 谱系组成、种群经历最近的数量扩张和区域扩散、而仅分布于南海的物种、一般具有多个深度分歧的 遗传谱系,种群呈现出数量平衡状态,同一广布物种的南海和东海种群,因区域海洋环境差异、种群 数量动态演化历史不同;(2)黑潮影响区的沿岸广布类群,黑潮海流促进了顺流扩散、限制了跨海流基 因交流; (3) 东印度三角区, 存在"华莱士线"、"赫胥黎线"和"印度洋-太平洋线"等生物地理边界, 该区 域海洋或咸淡水溯河洄游动物多呈现为分布在生物地理边界两侧的2个遗传谱系:(4)西太平洋、存在 与目前东西向大洋环流垂直的南北向跨赤道扩散和基因流现象、可能受到目前南北向随季节反转的 沿岸流和深层海流影响;(5)印度洋东西海岸共享物种、受印度洋西向赤道流影响,海洋动物多由东 印度洋向西印度洋跨洋扩散;(6) 西印度洋广布物种/类群、呈现了两种不同种群分化格局——遗传 同质均一种群和深度分化的遗传谱系;(7)东、北印度洋和南海区域共享大量物种、可能是海盆间双 向扩散的结果:(8)海洋生物谱系生物地理进化史信息、可以用于地质事件、海洋环流和古气候重建。 印度洋-西太平洋; 生物多样性; 谱系生物地理学; 种群遗传结构; 种群动力学; 迁移历史 关键词 中图分类号 O958.2 doi: 10.11693/hyhz20200900260

印度洋-西太平洋区域中,印度-欧亚板块碰撞引 起的青藏高原隆升和演化过程,被认为深刻影响了 该区域印度河、恒河、湄公河、长江和黄河等入海河 流的陆源营养输入(Milliman *et al*, 1983; Summerfield *et al*, 1994),以及大量边缘海和浅海大陆架中海洋生 态系统的演变(Tamaki *et al*, 1991; 谢传礼等, 1996; He *et al*, 2014)(图 1)。印度洋和西太平洋具有全球初 级生产力最高和渔产资源最丰富的边缘海,如阿拉 伯海和中国东海(Longhurst *et al*, 1995)。东印度三角 区(珊瑚三角)作为印度洋-太平洋水交换通道,以及 欧亚板块和澳大利亚板块临接区,不仅在两大洋物 质、能量输送中扮演了枢纽角色(Wang, 2004),而且 相对全球其他区域具有更高的生物多样性,被认为 是红树林、珊瑚和鱼类等海洋物种的起源中心(Briggs, 1999, 2005; Timm *et al*, 2008)。在板块漂移、古气候 变化等地史事件引起的全球海洋环流改变、海面升降 背景下,海洋生物如何形成目前空间分布格局,海盆 之间生物如何联系,以及海洋渔业种群如何响应,构 成了印度洋-西太平洋区域生物和海洋环境协同演化 的重要科学问题。本文将结合地质、物理和化学海洋

^{*} 国家重点研发计划,2018YFD0900904 号,2018YFD0900902 号;中国科学院战略性先导科技专项(B 类),XDB42030203 号; 国家自然科学基金,30800117 号,42090043 号;上海科委"科技创新行动计划""一带一路"国际合作项目,18230743200 号;上海市 自然科学基金项目,18ZR1449800 号,052R14158 号;崇明生态研究院"IV类高峰"自由项目资助,ECNU-IEC-201902 号。何利军,副 研究员,E-mail: ljhe@sklec.ecnu.edu.cn

收稿日期: 2020-09-27, 收修改稿日期: 2021-01-09



图 1 印度洋-西太平洋地形图 Fig.1 Topography of the Indo-West Pacific 注: 红色虚线内为东印度三角(Briggs, 1987)

环境, 分区域讨论印度-西太平洋海洋动物的谱系地 理演化格局。

1 渤、黄、东、南海

渤、黄、东、南海这四个海区(图 2), 在第四纪 冰期时受海面下降 120—150 m 影响(朱永其等, 1981), 南海曾收缩为一个面积为现在五分之四的半封闭海 盆、东海面积缩小为目前二分之一的冲绳海沟、黄渤 海则全面暴露为陆地(谢传礼等, 1996)(图 2a)。南海在 距今 30 Ma 打开(Hall, 1996), 最深达 5567 m, 平均水 深 1212 m, 除东北通过巴士海峡与西太平洋相通外, 北、西、南和东南都被200m水深以内的大陆架包围、 形成了半封闭海盆,其南部通过加里曼丹海峡和马 六甲海峡, 分别与爪哇海和印度洋相通, 东北部通过 台湾海峡连通东海、南海的主要表层环流是在夏季 风影响下的从西南流向东北的西南季风流,以及冬 季风影响下的从东北流向西南的东北季风流(Fang et al, 2005); 东海由一狭长冲绳海沟和宽阔的东海大陆 架组成、相对南海、东海要年轻得多、冲绳海沟在距 今约 10—1.9 Ma 打开(Letouzev et al, 1985; Lee et al, 1995), 东海大陆架的沉降发生于距今 0.15 Ma (Sun

et al, 2003),东海主要表层环流包括从台湾以东流入 的黑潮、台湾海峡流入的台湾暖流,以及冬季沿浙闵 海岸南流、夏季沿浙闵海岸北流的东海沿岸流(Chao, 1990);而黄、渤海是由平均水深约 90 m 的大陆架组 成,主要环流包括秋、冬和春季从济州岛和朝鲜半岛 西南侧北上的高温高盐黄海暖流(黑潮分支),以及分 别沿山东半岛、江苏海岸、朝鲜半岛西海岸南下的低 温低盐黄海沿岸流、朝鲜沿岸流,夏季黄海暖流消失, 代之以黄海冷水团,同时江苏海岸的黄海沿岸流和 朝鲜沿岸流均北流(Naimie et al, 2001; Ichikawa et al, 2002; Yuan et al, 2008)(图 2b)。

中国海域的地质、地貌和海洋环流特征,在海洋 生物进化中,形成了几个天然的生物地理边界(图 3): (1)南海北部湾,受到海南岛和雷州半岛隔离的影响, 形成了一个半封闭海湾,只在琼州海峡存在一个由雷 州半岛以东流入的常年西向的海流(Shi et al, 2002), 海洋生物与南海东部基因交流有限,在很多物种中, 都存在北部湾相对南海东部种群的空间隔离现象(Yu et al, 2006; Zhou et al, 2009; He et al, 2010)(表 1); (2)南 海和东海连通的台湾海峡,在冰期时会反复暴露,在绒 螯蟹属(Eriocheir)的种上水平和鳞笠藤壶(Tetraclita



图 2 冰期 (a) 和间冰期 (b) 中国海

Fig.2 Glacial (a) and interglacial (b) China seas 注:冰期中国海古岸线(-120 m)和 2 月海流分别以灰色实线和虚线箭头表示 (Wang, 1990),间冰期/现代中国海 2 月海流 (Xu *et al*, 1999)和 三个海洋生态系统(黄渤海、东海、南海)分界线(Sherman *et al*, 1999a, b)分别以实线箭头和红色虚线表示;箭头越粗表示流量越大(余同)



图 3 中国沿岸海域 5 个生物地理省及其边界(5 种颜色线框)
Fig.3 Five biogeographic provinces and the biogeographic boundaries along the coastal China
注: 红色箭头分别标示了旱季、洪季、平季的长江冲淡水分支(Wu et al, 2014); 箭头越粗表示流量越大(余同); 生物地理省划分据 Spalding 等(2007)

squamosa)、弹涂鱼(Periophthalmus modestus)等很多物种 的种下水平,都发现了不同海洋物种在南海和东海 的特有地理分布(Xu et al, 2009)和海区间谱系隔离分 化现象(Chan et al, 2006; He et al, 2015)(表 1); (3)长江 冲淡水,扮演了合浦绒螯蟹(E. hepuensis)和拟穴青蟹 (Scylla paramamosain)等暖水种分布北界(Chan et al, 2006; He et al, 2010), 日本菊花螺 (Siphonaria Japonica)、花笠螺(Cellana toreuma)、铜藻(Sargassum horneri)等不同物种中,都发现了以长江口为界的黄 海种群和东海种群的显著分化(Wang et al, 2015)(表 1),但部分东海类群受到夏秋季长江冲淡水北支的影 响(Wu et al, 2014)(图 3), 可扩散进入黄海南部(Han et al, 2015a, b); (4)海州湾古黄河口区域(35°N)(图 3), 为 北部海岸高盐水和南部海岸低盐水过渡区域(Zhu et al, 2018), 扮演了日本蟳(Charybdis japonica)北方单 倍型 H2 由黄渤海向东海扩散的物理障碍角色。

与此同时,特定的海洋环境,也影响了种群谱系 分化格局和种群动态特征。我国四大海区中,在南 海、东海、黄海、渤海广泛分布类群,一般呈现为一 个单一谱系和星形树特征(He et al, 2010; Wang et al, 2013; Ni et al, 2014)(图 4),而只分布于南海的类群, 多呈现为深度分化的多个遗传谱系(Zhou et al, 2009)(图 5)。而且,通过歧点分布分析其种群数量动

表 1 中国海区间不同物种的遗传分化(Yu *et al*, 2006; Zhou *et al*, 2009; He *et al*, 2010, 2015; Wang *et al*, 2015) Tab.1 The pairwise genetic differentiation (\mathcal{O}_{ST}/G_{ST}) of different species among the China seas

黄渤海与东海、南海对比						
不同物种分子标记	日本菊花螺		花笠螺		铜藻	
	(Siphonaria Japonica)COI		(Cellana toreuma)COI		(Sargassum horneri)COIII	
种群	黄海(YS)	东海(ECS)	黄海(YS)	东海(ECS)	黄海(YS)	东海(ECS)
东海(ECS)	0.3047***		0.1898***		0.0555****	
南海(SCS)	0.2830****	-0.0066	0.1341***	0.0050	0.0363*	0.0302
东海与南海和西北太平洋对比						
不同物种分子标记	弹涂鱼(Periophthalmus modestus)ND5					
种群	日本四岛沿岸		南海中国海岸			
东海中国海岸	0.076^{*}		0.085^{*}			
不同物种分子标记	斑节对虾		拟穴青蟹		马氏珠母贝	
	(Penaeus monodon)CR		(Scylla paramamosain)COI/16S rRNA		(Pinctada fucata)AFLP	
种群	深圳(SZ)	Ξ亚(SY)	汕头(ST)	Ξ亚(SY)	大亚湾(DY)	三亚湾(SY)
北海(BH)	0.09836*	0.12253*	0.06249*	0.09872*	0.0113**	0.0193**

注: *: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.001; CR: control region, 线粒体控制区; AFLP: amplified fragment length polymorphism, 扩增片段长度多态性





Fig.4 The evolutionary network of widespread marine fauna species in the China seas based on mtDNA sequences 注: 网络中各圆圈的面积大小反映了不同单倍型频率差异,小黄鱼数据来自 Wang 等(2013),其他鱼类数据来自本研究



图 5 基于线粒体基因的南海特有海洋动物进化网络图

Fig.5 The evolutionary network of endemic marine fauna species in the South China Sea based on mtDNA sequences 注:网络中各圆圈的面积大小反映了不同单倍型频率差异,分支上数字表示单倍型间2个以上的位点替代个数,虚线划分了不同进化谱 系,数据来自本研究

态、发现海区间广布类群、多呈现为单峰分布(图 6)、 而仅出现于南海的物种多呈现为多峰分布(图 7). 暗 示在四大海区广布的物种种群经历过数量扩张和区 域扩散,而仅在南海分布的物种种群处于遗传平衡 状态。通过遗传多态性参数分析显示、这些广布类群、 往往在南海相对东海、黄渤海或日本列岛沿岸、具有 更高遗传多态性和更多祖先单倍型(He et al, 2010, 2015)。造成这一现象的原因、和我国海洋地质环境和 古气候循环密切相关:一方面在于,在第四纪海面升 降背景下、冰期海面下降达 120—150 m.黄渤海和东 海大陆架暴露(图 2a),海洋生物栖息地大量萎缩,只 有冲绳海沟和南海海盆,可能扮演了海洋物种冰期 避难区或冰消期扩散起源地,而且南海海盆(30-15 Ma)比冲绳海盆(10—3 Ma) 形成历史更古老(Wang, 2004)、目前东海大陆架和黄渤海物种、都来自于冰 消期海面上升后的最近 1 万多年从冲绳海沟或南海 海盆的扩散建群、这可以解释东海和黄渤海广布种 单一谱系、多态性低、种群经历数量扩张的种群遗传 结构格局(Hewitt, 1999), 而只分布于南海海盆的特 有物种、一般为热带暖水种、不适应东海或黄渤海的 温带冷水环境,除了极少数广温性物种之外,多未经 历向东海和黄渤海的种群扩散,因而分布于南海避 难区的特有物种相对东海大陆架和黄渤海新建群物 种,具有更古老的种群,和更长时间累积突变,并产 生种内谱系分化(Hewitt,1996);另一方面,南海水温 相对东海和黄渤海更高,暖水物种代谢率也相对温 带冷水种更高,因而可能导致南海相对东海和黄渤 海同一类群或不同类群基因突变速率更快(Rand, 1994),多样性更高(Briggs, 2005)。

四个中国沿岸海区,根据海洋物理、化学环境和 海洋生物群落成分的差异,被划分为了三个主要的 生态区(黄渤海、东海和南海)(Sherman *et al*, 1999a, b)(图 2b),以及 5 个生物地理省(黄渤海、东海、南海 北部大陆架、北部湾、南海深海)(Spalding *et al*, 2007)(图 3)。这些不同生态区的海洋环境,在海洋生 物种群动态演化过程中,也留下了遗传信号:在大陆 架栖息的日本带鱼(*Trichiurus japonicus*)和南海带鱼 (*Trichiurus nanhaiensis*)的种群数量动态演化史对比 中,发现了东海的日本带鱼种群数量受到夏季风和 长江入海冲淡水的影响,而南海的日本带鱼和南海



图 6 中国海域间广布的不同物种歧点分布分析图 Fig.6 Mismatch distribution analysis of widespread species in the China seas based on mtDNA sequences





图 7 中国南海特有分布种歧点分布分析图 Fig.7 Mismatch distribution analysis of endemic species in the South China Sea based on mtDNA sequences 注:数据来自本研究

带鱼种群受到冬季风和南海北部陆坡上升流的影响, 导致两个海区带鱼有效种群数量自最近 0.03 Ma 以来 呈现为相反的变化趋势(He *et al*, 2014),且东海区日 本带鱼目前有效种群数量为南海的 20 倍(图 8),这与 两个海区捕捞产量差异一致,东海提供了全国带鱼 80%的产量(郑元甲等,2003)。而在海岸泥滩栖息弹涂 鱼的东海和南海有效种群数量对比中,发现了和带 鱼相反的规律,即弹涂鱼受到夏季风影响,其目前有 效种群数量在南海北部沿岸相对东海沿岸更大(He *et al*, 2015)。未来,有必要针对不同生态习性的生物类 群,在五大生物地理省,进一步比较海洋环境对于有 效种群数量动态的影响规律。



图 8 日本带鱼(Trichiurus japonicus)东海、南海和两海区 整合的种群数量演化动态图

- Fig.8 Population dynamics of *Trichiurus japonicus* in the East China Sea and South China Sea
- 注: 和实线相同颜色的两条虚线分别表示相应海区种群数量的 95%置信度的上限和下限,数据来自 He 等(2014)

2 黑潮影响海区

东海及邻近海域、受黑潮海流携带扩散的影响、 中国、琉球群岛、日本列岛和韩国半岛海岸、均有近 缘类群或同一物种分布(Kojima et al, 2005, 2006; Chan et al, 2006)、其扩散方向一般为由中国海岸向 琉球群岛扩散(Maekawa et al, 1999), 并进入日本列 岛东西沿岸(Yamaguchi, 2003; Ogoh et al, 2005; Han et al, 2008; He et al, 2015)。这一种群扩散方向, 在陆 生两栖、爬行动物的研究中也得到了证实(Ota, 2000)。 这些在中国、琉球群岛、日本列岛、韩国半岛之间广 泛分布的近岸物种,因为黑潮分支海流的隔离作用, 已导致了物种形成和谱系/种群的遗传分化。如栖息 于日本列岛东西海岸的角蝾螺(Turbo cornutus)种群 (Kojima et al, 1997), 以及栖息于日本列岛、韩国半岛 南部和西部的腹足纲古氏滩栖螺(Batillaria cumingi) 种群(Kojima et al, 2004), 分别以线粒体COI基因为 遗传标记、分析其种群遗传结构、发现了和日本列岛 东部的黑潮海流, 以及进入日本海的黑潮分支——对 马海流相对应的两个遗传谱系——日本列岛东部黑 潮谱系和韩国半岛-日本列岛西岸对马谱系; 以线粒 体控制区(Control Region, CR)为遗传标记, 对采集自 日本九州岛、韩国南部顺天市和中国浙江海岸的大弹 涂鱼(Boleophthalmus pectinirostris)的种群遗传结构 分析、发现了该物种在中国海岸、韩国海岸和日本海 岸之间、已分化为三个深度分歧的遗传谱系 (Kanemori et al, 2006); 弹涂鱼的研究中, 也发现了

日本海岸、北琉球的种子岛、中琉球的冲绳岛和中国 海岸之间的种群分化(Mukai et al. 2006: He et al. 2015): 分布于琉球群岛和日本列岛的发光介形虫——希氏弯 喉海萤(Vargula hilgendorfii), 其基于Cyt b基因构建 的系统进化树显示、种群由分布于南琉球的八重山 群岛和宫古群岛、中琉球的冲绳岛和奄美岛、北琉球 的种子岛-日本列岛5个深度分化的谱系组成(Ogoh et al, 2005), 这些谱系和种群的分化, 是因为琉球群岛 的两个较深海沟(庆良间水道和吐噶喇水道)和黑潮分 支流的隔离作用,导致扩散能力有限的近岸生物,在 不同区域出现隔离分化。琉球群岛生物类群、被海沟 和海流隔离作用划分为南琉球、中琉球、北琉球群体 (Nakamura et al, 2009), 在拟蟹守螺属(Cerithidea)和 陆生物种麝香凤蝶(Byasa alcinous)的亚种分布中也 观察到类似现象(Kato et al, 2004; Kojima et al, 2006)。因而,基于现有研究,目前东海周边的中国、 琉球群岛、日本列岛和韩国海岸物种的生物地理分化 格局、可以归纳为黑潮海流及其分支引起的物种形 成和谱系分化模式(图9)。



图 9 黑潮主轴及分支流对西北太平洋沿岸物种的隔离 作用

Fig.9 Biogeographic role of the Kuroshio Current as physical barriers on the coastal species in the northwestern Pacific
注: 据 Kojima 等(1997, 2004), Ogoh 等(2005), Kanemori 等(2006), He 等(2015)

3 东印度三角(珊瑚三角区)

东印度三角区,主要涵盖了台湾岛南部、马来半 岛和巴布亚新几内亚-北澳大利亚连线覆盖区域(图

1)(Briggs, 1987), 该区域因相对周边海域具有更高生 物多样性,在全球生物地理学研究中,具有重要地 位。关于该区域生物多样性高的成因、主要包括如下 起源中心、东印度三角区因为其复杂的 三种假说: 岛屿和环流特征、导致了大量异质生境的存在、很多 物种因为同域竞争和生殖隔离而短时间内形成新的 物种(Ekman, 1953; Stehli et al, 1971; Briggs, 2005), 该区域也被认为是很多物种的冰期避难区或向周边 扩散起源地(图10a)(Briggs, 1999, 2000); 汇聚中心, 其高生物多样性被认为是周边海洋和陆地生物、向 东印度三角区扩散后汇聚累积形成(图10b)(Ladd, 边缘效应、东印度三角 1960; Santini et al, 2002); 区处于两个大洋、三个生物地理省(印度洋、太平洋 和印尼群岛)接触地带、拥有来自两个大洋和印尼群 岛海岸的生物群落(图10c)(Ekman, 1953)。东印度三角 起源中心说、源于很多属、种在印度洋和西太平洋广 泛分布,两大洋被认为是一个生物地理省(Briggs, 1974), 且物种多样性和遗传多态性, 在海洋生物向 周边海域扩散过程中、随距东印度三角距离增大而呈 逐渐减小的梯度分布(Palumbi, 1997; Briggs, 1999), 其 祖先基因型或单倍型多出现于作为扩散起源地的东印 度三角, 而周边的太平洋和印度洋则衍生基因型或单 倍型居多(Briggs, 2003); 汇聚中心和边缘效应, 都基 于物种生成或起源于隔离栖息地的假设、差别在于汇 聚中心认为东印度三角物种、基因型或单倍型更年轻, 周边太平洋或印度洋的更古老,而边缘效应认为东印 度三角区高物种多样性和遗传多态性只是一个假象 (Palumbi, 1996), 因为它们是来自邻近生物地理省的 物种重叠分布的结果、东印度三角区与邻近的印度洋 和太平洋洋盆种群无明显的进化年龄差异(图10c)。

DNA分子标记的使用,为检验东印度三角区高 生物多样性分布形成假说,提供了有效工具和线索: (1)在长海胆属(*Echinometra*)4个物种的mtDNA多态 性分布研究中,均发现了一致的包括东印度三角区 在内的西太平洋多态性高、中太平洋等周边种群多态 性低的现象(Palumbi, 1997);广泛分布于印度洋-西太 平洋的锯缘青蟹,其祖先种群扩散起源地在东印度 三角区的西北澳大利亚(He *et al*, 2011)。(2)斜长海胆 (*Echinometra oblonga*)来自东太平洋科科斯岛、中太 平洋纽埃岛、夏威夷群岛的mtDNA单倍型处于系统 树基部,而来自西太平洋新几内亚和琉球群岛的单 倍型均处于系统树衍生位置(Palumbi, 1997),这暗 示了由东太平洋起源向西太平洋的扩散建群方向。



图 10 东印度三角区生物进化假说概念图 Fig.10 Schematic graph of evolutionary hypotheses in the East Indies Triangle 注: a: 东印度三角起源中心; b: 从周边海域迁入东印度三角的累 积中心; c: 两大洋生物重叠区

(3) 棘冠海星(Acanthaster planci)、蓝指海星(Linckia laevigata)的等位酶LT和ENOL位点等位基因频率,以及渔舟蜑螺(Nerita albicilla)、宅泥鱼(Dascyllus aruanus)mtDNA基因谱系的空间分布,均呈现了印度洋和太平洋的分化(Benzie, 1998, 1999; Crandall, 2008; Liu et al, 2014),这暗示了东印度三角区所在的印尼群岛,是印度洋和太平洋两个生物地理省的接触带。因此,东印度三角区生物多样性分布

模式,在不同物种,可能呈现为不同的规律,其形成 过程不能由单一机制或假说解释(Palumbi, 1997),针 对不同物种的比较谱系地理学研究,将有助于揭示 东印度三角高生物多样性形成的原因。

由于东印度三角处于欧亚板块和澳洲板块接触 区,该区域成为了东洋界和大洋洲界的陆生物种分 布过渡区。根据陆生生物属种分布或谱系分化特征, 发现了两个主要的生物地理边界,即华莱士线 (Wallace's Line)和赫胥黎线(Huxley's Line)(图 11)。华 莱士线将很多物种划分为南北两个类群、而赫胥黎 线、将很多物种划分为东西两个类群、两条线的区别 在于华莱士线北方的除巴拉望岛以外的菲律宾、被 划入了赫胥黎线的东部分支。在部分海洋和近岸咸淡 水生物谱系地理学的研究中、发现这两条分界线同 样影响了近海生物的种群遗传结构。采用 mtDNA 控 制区(CR)基因、对于分布于中国东海、南海和东印度 三角区的康氏马鲛(Scomberomorus commerson)的种 群结构分析表明、该物种包含由华莱士线划分的两 个遗传谱系,且分布干华莱士线南部的谱系也扩散 到了南海南部(Sulaiman et al, 2010)。在咸淡水洄游物 种——罗氏沼虾(Macrobrachium rosenbergii)的种群 结构分析中、采用 mtDNA16S rRNA 基因、发现了由 赫胥黎线划分的东西两个遗传谱系(De Bruyn et al, 2004)。这一东西谱系分化模式、很可能和该区域陆地



图 11 东印度三角区生物地理边界(短划线)和冰期暴露的大陆架-海岸线(虚线) Fig.11 The biogeographic boundary lines (broken lines) and continental shelf-shorelines (dotted lines) during the glacial periods in the East Indies Triangle 注: 不同颜色虚线分别表示三个生物地理边界线, 据 Benzie (1999)和 Voris (2000)

板块漂移特征存在一定联系,西部分支来自欧亚板块,而东部分支来自澳洲-菲律宾海板块,澳洲-菲律 宾海板块一直在向北漂移,并于距今 5 Ma 漂到了目前位置(Hall, 1996)。

另一条生物地理边界(印度洋-太平洋线)在沿马 来半岛、马六甲海峡和爪哇岛一线(图11),基于等位 酶和mtDNA基因的棘冠海星(Acanthaster planci)、蓝 指海星(Linckia laevigata)种群遗传结构分析显示,以 马来半岛-苏门答腊岛-爪洼岛-西澳大利亚为界, 这 些物种可以划分为印度洋和太平洋两个种群,且西 澳大利亚海岸和东印度三角区被划在太平洋种群范 围(Benzie, 1998, 1999), 这也反映了印尼贯穿流影响 下的东印度三角区和西澳大利亚的海洋浮游生物联 系; 螳螂虾蛄(Haptosquilla pulchella)的mtDNA COI 基因网络图显示、该物种的东印度三角区种群由三 个谱系组成,其中谱系1分布于新几内亚东部,谱系2 分布于爪哇海南部的爪洼岛、巴厘岛、龙目岛和科莫 多岛近岸水域、谱系3在东印度三角区广泛分布 (Barber et al, 2002), 虽然缺乏爪哇岛、苏门答腊岛西 部的印度洋其他站位样本,但谱系2在爪洼岛和巴厘 岛等东印度三角西部岛屿沿线的分布、也暗示了这 一印度洋-太平洋线作为两大洋盆生物地理边界的影 响;印度洋和太平洋海盆的谱系分化或种群隔离,也 见于其他物种, 如基于mtDNA Cyt b基因和微卫星标 记分析发现,栖息于印度洋和西太平洋珊瑚礁的宅 泥鱼(Dascvllus aruanus)种群已分化为两个深度分歧 的,分别分布于印度洋和太平洋的谱系,其谱系分化 可能受到冰期海面下降,洋盆间基因交流受限的影 响(Liu et al, 2014)。

4 西太平洋跨赤道扩散

很多研究发现了近海生物在太平洋的跨赤道分 布现象。双线魚銜(Diplogrammus goramensis)分布于 西南太平洋和南海(Briggs, 1999)。部分具咸淡水洄游 生活习性的副匙指虾属(Paratya)种类在西北太平洋 的日本列岛和琉球群岛,以及西南太平洋的新西兰、 澳大利亚和新喀里多尼亚均有分布,其mtDNA基因 (COI和16S rRNA)分子数据显示,各地理群均为单系 分支,日本列岛-琉球群岛群和新西兰群,分别为西 北太平洋和西南太平洋离外群最近类群,这一咸淡 水虾祖先种群在西南和西北太平洋之间可能在距今 19—12.5 Ma经历了跨赤道扩散,或在低海面时期, 沿着东印度三角区的连续岸线扩散(Page et al, 2005)。 具 咸 淡 水 洄 游 习 性 的 罗 氏 沼 虾 (Macrobrachium rosenbergii),其赫胥黎线东部谱系在菲律宾和北澳大 利亚-新几内亚共享, 且祖先单倍型来自澳大利亚, 菲律宾单倍型更年轻, 暗示了这一跨赤道的南北扩 散方向为、由北澳大利亚向菲律宾群岛的扩散(De Bruyn et al, 2004)。贾瑟琳招潮蟹(Uca jocelynae)跨赤 道分布于从西南太平洋(瓦努阿图、新喀里多尼亚、 巴布亚新几内亚), 到东印度三角的苏拉威西岛和西 北太平洋(菲律宾群岛、台湾岛、琉球群岛和关岛)的 海域(Shih et al, 2010), 其基于mtDNA COI基因的网 络图显示,该物种由单一谱系组成,来自台湾岛、菲 律宾和关岛等西北太平洋的单倍型与来自西南太平 洋瓦努阿图和巴布亚新几内亚的单倍型只有2---4个 位点替代, 进化关系很近(图12), 暗示该物种经历了 最近的西南和西北太平洋之间跨赤道扩散。 红豆招潮 蟹(Uca crassipes)分布于从西南太平洋(澳大利亚东海 岸、巴布亚新几内亚、印尼), 到西北太平洋(包括菲 律宾海岸、南海和琉球群岛等)广大海域(Aoki et al, 2013), 基于mtDNA基因(12S rRNA、16S rRNA、CR) 的种群结构分析显示, 其东海区的琉球群岛和西南 太平洋的茉莉亚岛(Moorea Island)种群展现了密切的 遗传关系, 其CR网络进一步表明, 琉球群岛样本处 于网络中心、而西南太平洋样本处于网络末端(图13)、 同样暗示了存在一条由西北太平洋经东印度三角向 西南太平洋跨赤道扩散的路线。

在上述鱼类和甲壳类不同物种中发现的琉球和 南海等西北太平洋区域与西南太平洋的种群跨赤道 南北双向基因流现象,也见于库氏砗磲(Tridacna gigas) (Benzie et al, 1995)和长砗磲(Tridacna maxima) (Benzie et al, 1997), 这一跨赤道种群迁移模式, 可能 受到西太平洋北赤道流-黑潮流、季节反转沿岸流和 西南太平洋深层海流的影响(Benzie, 1998): 一方面, 西太平洋的表层北赤道流-黑潮流,可以流入南海 (Nan et al, 2015; Liu et al, 2017), 新几内亚表层 (<100 m)的沿岸流夏季流向西北, 而且该区域100-400 m的深层水团,可以由西南太平洋沿澳洲、巴布 亚新几内亚、印尼、菲律宾海岸全年向北流入南海(图 14)(Lukas et al, 1996); 另一方面, 菲律宾东部存在一 个常年南流的沿岸流, 流速小于20 cm/s, 其流幅宽 度在离岸200 km以内,覆盖深度主要在0-700 m (丁 宗信等, 1993), 且新几内亚表层沿岸流会发生季节性





Fig.12 The evolutionary network of *Uca jocelynae* in the East Indies Triangle and West Pacific 注: 圆圈旁字符为单倍型名称, 圆圈面积和单倍型频率成正比,分支旁数字为2个以上位点替代数,单倍型采样点以不同颜色区分;数 据来自 Shih 等(2010)



图 13 红豆招潮蟹(Uca crassipes)进化网络图 Fig.13 The evolutionary network of Uca crassipes in the Indo-West Pacific 注: 圆圈旁字符为单倍型名称,圆圈面积和单倍型频率成正比,分支旁数字暗示了 2 个以上位点替代数,单倍型采样点以不同颜色区分; 数据来自 Aoki 等(2013)



图 14 西太平洋表层(黑、红实线)和深层海流(断续线) Fig.14 Surface (black or red solid curves) and subsurface circulations (broken thin curves) in the West Pacific 注: 据 Lukas 等(1996)、Benzie (1998)、Nan 等(2015)、Liu 等(2017)和 Zhang 等(2020)

方向反转,由夏季的西北向转为冬季的东南向(Zhang et al, 2020),这一表层沿岸海流的流向季节变化,有 利于水团和生物的跨赤道输送。鱼类和甲壳类等浮游 幼虫期,以及具备垂直洄游习性的成体,可以被表层 和深层水团携带,横跨西太平洋赤道,这可以解释海 洋生物在南海和东海等西北太平洋海区与西南太平 洋岛屿之间的跨赤道扩散。

5 印度洋跨洋扩散

大量海洋动物, 广泛分布于印度洋东西海岸。腹 足动物小楷笔螺(*Mitra triplicata*)分布区, 就横跨南 海和印度洋东西海岸(Briggs, 1999)。蓝指海星 (*Linckia laevigata*)广泛分布于印度洋和西太平洋, 由 三个遗传谱系组成, 其中谱系II在东印度三角区和西 印度洋沿岸共享, 谱系I和III分别为西太平洋-东印度 三角和西印度洋特有谱系, 暗示一方面产生了印度 洋和太平洋的种群隔离分化, 另一方面又存在印度 洋东西海岸的跨洋扩散(Otwoma *et al*, 2016)。背纹双 锯鱼(*Amphiprion akallopisos*)在东印度三角的爪哇 海和苏门答腊岛沿岸, 以及西印度洋海岸分布, CR标 记的种群遗传结构分析显示, 其印度洋东部和西部 种群遗传分化显著, 无共享单倍型, 且东印度洋种群 相对西印度洋种群具有更高的遗传多态性, 暗示其 种群扩散起源地在东印度洋(Huyghe et al, 2017)。银 线弹涂鱼(Periophthalmus argentilineatus)和卡路弹涂 鱼(Periophthalmus kalolo)分布于中国南海、印度洋东 西海岸,采用核基因Rag1为遗传标记,发现这两个物 种的东印度三角区苏拉威西岛种群和西印度洋种群, 形成了多个深度分化的遗传谱系,无单倍型共享,且 银线弹涂鱼的苏拉威西谱系D相对西印度洋谱系E具 有离祖先节点更短的枝长和更古老的年龄,卡路弹 涂鱼的西印度洋谱系A为单系,嵌套于并系的苏拉威 西种群B中(图15)(Polgar et al, 2014),暗示这两种弹 涂鱼在印度洋东西海岸的广泛分布,都经历了由东 印度洋向西印度洋的跨洋扩散。锯缘青蟹分子数据也 支持了该物种由东印度洋的西北澳大利亚起源,向 东非海岸扩散的模式(图16)(He et al, 2011)。

6 西印度洋种群结构

不同物种的种群遗传结构研究中,都发现了西印度洋广布种的单一谱系模式。西印招潮蟹(*Uca occidentalis*)在几千公里的东非海岸,只有一个星形的遗传谱系,且不同区域之间未出现种群遗传分化(Silva *et al*, 2010; Naderloo *et al*, 2016); 锯缘青蟹



图 15 东印度三角和西印度洋沿岸银线弹涂鱼和卡路弹涂鱼系统进化树



注: 系统发育树中各分支节点旁数值为节点自展支持百分数(%); 数据来自于 Polgar 等(2014)



图 16 印度洋-西太平洋地区锯缘青蟹(Scylla serrata)谱系分布和种群迁移路线图 Fig.16 Spatial distribution and migration pathway of mud crab Scylla serrata in the Indo-West Pacific 注: 箭头为种群扩散方向; Ss-Clade I 和 II 分别为锯缘青蟹两个遗传谱系: 据 Keenan 等(1998)、He 等(2011)

(S. serrata)在西印度洋东非海岸广泛分布的种群也是 单一的西印度洋谱系 I (图 16)(He et al, 2011),这种类 似中国东海、黄渤海的种群结构模式,可能归因于西 印度洋海岸的西南季风流和东北季风流(Prell et al, 1980; Pollock, 1993), 促进了近岸动物浮游幼虫在大空间尺度的南北基因交流。通过结合 mtDNA 基因 (12S rRNA, COI)和核基因(H3), 在针对西印度洋潮 间带笠藤壶属(*Tetraclita*)生物地理学研究中, 发现了

该属存在分布于不同洋流系统的 7 个显著进化单元, 且绝大多数显著进化单元,达到了物种分化的水平, 被定义为有效种(Tsang et al, 2012)。西印度洋同一海 域,进化时间尺度不同的类群,在物种和谱系分化, 以及种群结构的差异,可能归因于不同物种或类群 进入该区域的时间尺度的差异,进入更早的物种,则 被异质海洋环境隔离时间更长,有足够时间分化为 不同谱系或显著进化单元,而较晚进入该区域的物 种,受限于有限进化时间,尚未积累足够遗传差异和 种群分化;另一可能在于,不同物种的扩散能力存在 差异,扩散能力强的物种,海洋环流对其隔离效果, 相对于扩散能力弱的物种影响更小。

7 北、东印度洋和南海的进化联系

北印度洋、东印度洋和南海,共享大量的热带海 洋动物、如锯缘青蟹(S. serrata)、榄绿青蟹(S. olivacea)、紫螯青蟹(S. tranquebarica)和环纹招潮蟹 (U. annulipes)等 (Keenan et al, 1998; Shih et al, 2009a; Naderloo et al, 2016)、 厘清这些物种在不同海区地理 种群的进化联系,对于理解其空间分布形成原因至 关重要。根据前期研究结果、北、东印度洋和南海的 种群联系,存在两个相反的扩散方向:一方面,在印 度洋和西太平洋广泛分布的锯缘青蟹, 以 mtDNA COI 基因为标记、发现其遗传分支 I、在红海和南海 之间共享, 且红海具有更古老的单倍型, 其迁移方向 据此被推断为锯缘青蟹浮游幼虫在北印度洋夏季顺 时针环流作用下由红海、北印度洋向南海扩散(图 16)(He et al, 2011); 另一方面, 基于 mtDNA COI 基因, 马来小藤壶(Chthamalus malayensis)的印度-马来谱系, 在南海和孟加拉湾共享, 且南海具有更古老的单倍 型(Tsang et al, 2008), 暗示其孟加拉湾种群可能由南 海扩散建群形成。本课题组对分布于南海和东北印度 洋的鸢乌贼(Symplectoteuthis oualaniensis)的 mtDNA 基因标记研究,也发现南海少数样本为东北印度洋 优势谱系、东北印度洋少数样本为南海优势谱系的现 象、暗示了南海和东北印度洋之间虽然存在谱系隔 离分化,但仍然存在双向的遗传交流(未发表)。下一 步,需要进一步采用不同物种对比北印度洋、东印度 洋和南海类群之间的种群结构和生物地理演化历史。 弄清海洋生物在南海与印度洋之间的连通性与海洋 环流之间的关系。

8 生物进化中的地史信号

基于生物和环境的协同演化关系, 地质、洋流和

气候等环境事件,必然影响生物的栖息地变化和种 群隔离过程,导致产生与这些地史事件相应的物种 形成、谱系分化或种群数量动态变化。生态系统中由 不同物种组成的群落,如果通过比较谱系地理学研 究,发现了种间类似的普遍进化规律,则可以用于指 示该生态系统中环境事件的存在。

在淡水和陆生动植物蚓螈(Caecilians)、新蛙亚目 (Neobatrachia)和节肢动物等的谱系地理进化史研究 中,已发现了印度从非洲大陆分离,并和亚洲板块碰 撞(Wilkinson *et al*, 2002; Biju *et al*, 2003; Shih *et al*, 2009b),以及夏威夷等火山岛链先后露出海面成岛的 信号(Roderick *et al*, 1998; Cowie *et al*, 2006)。

海洋动物的进化历史,同样蕴含了重大地质事 件的信息: 通过采用形态特征和 mtDNA COI 基因为 标记,在紧邻巴拿马地峡两侧的东太平洋和加勒比 海海岸、发现了很多进化上密切相关的鼓虾属 (Alpheus)姐妹种(Knowlton et al, 1998), 这些姐妹种 的出现、暗示了3百万年前的巴拿马地峡封闭、对于 海洋生物栖息地的隔离和谱系、种群分化效应。跨洋 种群扩散和隔离、也在鱼类进化中发现了地质事件 的线索, 通过 mtDNA Cyt b 基因, 在毛鳞鱼(Mallotus villosus)中发现了 4 个遗传谱系(西北大西洋谱系、东 北大西洋谱系、东北太平洋谱系和北冰洋谱系),其中 的北冰洋谱系在北大西洋、北冰洋和北太平洋共享 (Dodson et al, 2007), 且北冰洋谱系和东北太平洋谱 系是一对最近分歧的进化关系最近的姐妹谱系,暗 示白令海峡的多次打开和封闭事件,已影响了种群 的扩散和谱系分化。海峡作为对于生物扩散的通道或 物理障碍的影响,也体现于绒螯蟹属(Eriocheir)的分 布模式, 合浦绒螯蟹(E. hepuensis)的分布, 从南海北 岸通过台湾海峡扩散到了东海沿岸的瓯江,而中华 绒螯蟹(E. sinensis), 其分布南界却止步于台湾海峡, 未能进入南海北部海岸(Xu et al, 2009), 暗示冰期暴 露的台湾海峡,限制了来自北方黄渤海和东海沿岸 的中华绒螯蟹的进一步向南海扩散。此外,海洋鱼类 的进化过程,也受到了入海河流的影响,通过以 Cyt b 基因为分子标记, 重建东海大陆架日本带鱼历史上 的有效种群数量,发现距今 15 ka 至今,日本带鱼种 群数量一直持续增长,且比距今 30 ka 历史上的最高 峰增长了 10 倍(图 8)(He et al, 2014), 这暗示了长江 很可能只是在距今 15 ka 以来的冰消期或全新世才流 入东海, 否则, 如长江在末次冰盛期前早已流入东海, 则必会出现上一个间冰期(距今 130—70 ka)高海面时

和至今相似的有效种群数量,这一推断和长江衍生的浙闵沿岸泥滩于全新世沉积,在时间上一致(Hori *et al*, 2002)。

多数海洋生物的幼虫阶段均为浮游和随波逐流 状态,缺乏自主游泳能力,因此海洋生物的空间分布 和谱系演化历史、也蕴含了洋流路径信息。前文提到 的印度洋背纹双锯鱼、银线弹涂鱼、卡路弹涂鱼和锯 缘青蟹的谱系进化历史均经历了从东印度洋向西印 度洋的扩散(He et al, 2011; Polgar et al, 2014; Huyghe et al, 2017), 这一扩散路径, 暗示了印度洋常年西向 的南赤道流对于海洋生物迁移的普遍影响规律。在目 前的东海黑潮主轴暖水团中高丰度存在的浮游有孔 虫(Pulleniatina spp.), 在末次冰盛期和距今 4.5—3 ka 的冲绳海沟沉积化石样本中、丰度比例最低、暗示此 期存在一个台湾-琉球陆桥的屏障作用、导致黑潮海 流没有流入冲绳海沟。而很可能在琉球群岛南端向 东转向了(Ujiié et al, 1991, 1999); 然而, 黑潮暖流及 其分支流在末次冰盛期却可能一直在日本列岛东西 海岸稳定存在、这为日本列岛东西海岸分别出现的 暖水种角蝾螺(Turbo cornutus)和古氏滩栖螺 (Batillaria cumingi) 谱系分化(对马谱系和黑潮谱系) 所支持(Kojima et al, 2000, 2004)。尽管上述生物对于 洋流的指示研究、仍然存在一些互相矛盾或争议性 结果、但其原因可能在于微体古生物学研究中、对于 物种的识别, 主要采用了基于传统的显微镜形态特 征识别和鉴定的方法、这一方法对于非同源相似或 平行演化,缺乏辨别能力,会严重低估物种多样性. 导致物种多样性识别的分辨率低、甚至错误识别形 态相近而生态习性不同的隐存物种(Jarman et al, 2000)。而基于 DNA 分子标记和谱系生物地理学理论 方法,为我们提高物种、谱系识别的精度,提供了更 可信的手段(Hebert et al, 2003)。

生物进化中,也留下了海面波动和气候循环的 烙印。很多淡水物种来自海洋,在中国华东和华北广 泛分布的日本板跳钩虾(*Platorchestia japonica*),其进 化关系最近的姐妹种为栖息于西北太平洋海岸的太 平洋扁跳虾(*P. pacifica*),二者溯祖时间为 16.9 Ma (Yang *et al*, 2013),这两个物种的分化时间,暗示中 新世(17—10 Ma)高海面海侵事件(Haq *et al*, 1987), 导致了太平洋扁跳虾和日本板跳钩虾的祖先种群扩 散进入中国东部平原地区,之后随海面下降,留在中 国东部陆地的种群和海洋种群隔离,分别形成了目 前的淡水种日本板跳钩虾和海洋种太平洋扁跳虾。 鱼类的捕获产量和生物量,与气候变化及其控制的海洋浮游植物初级生产力密切相关,并随海洋中气候变化,呈现周期性波动(Finney *et al*, 2002; Chavez *et al*, 2003)。而且,在不同海区,往往因为大 气影响下的区域海洋环境差异,导致海区间同一物 种的生物量/捕获量呈现完全相反的变化规律(Hare *et al*,1999)。而基于 DNA 分子数据的海洋生物种群动态演 化,也揭示了气候事件和区域海洋环境的信号。通过区 域种群动态对比研究,日本带鱼的东海有效种群规模 受到了东亚夏季风影响下的长江淡水输入量驱动,而 南海种群的有效规模,却受到了东亚冬季风影响下的 南海北部陆坡上升流强弱控制(He *et al*, 2014)。

9 未来研究展望

9.1 谱系地理格局

9.1.1 生物地理边界 需要继续关注半岛、地峡、 海峡、海流、河口冲淡水等物理障碍,在中国海域、 东印度三角、西太、印度洋等海域导致的物种特有分 布、谱系分化和种群遗传隔离效应。这对于认识海洋 生物多样性和显著进化单元,并保护好重要物种种 质资源具有重要意义。

9.1.2 东印度三角区生物多样性中心 尽管最近 大量 DNA 分子数据支持海洋动物的东印度三角起源 说、但 Santini 等(2002)基于支序生物地理学方法认为、 东印度三角区很多海洋动物起源于西印度洋、澳大利 亚和西南太平洋、并受到冈瓦那古陆分裂和隔离过 程影响。未来需要在西南太平洋、东印度三角以及印 度洋范围内、以更多物种的分子数据来验证或分辨 东印度三角的起源中心说、汇聚中心说和边缘效应。 9.1.3 海洋生物迁移路线/通道 根据已有前期研 究线索, 需进一步关注东海和东北太平洋、南海与西 南太平洋、南海与印度洋、印度洋和西太平洋之间的 共享物种的迁移路线重建。这些迁移历史的研究、对 于我们认识中国海、印度洋和西太平洋生物多样性形 成原因、合理利用海洋生物资源,具有重大价值。 9.1.4 海洋渔业资源产出潜力 需要进一步在印 度洋和西太平洋海域、结合分子生态学、化学海洋学 和物理海洋学研究方法, 厘清不同海洋生态区或生 物地理省初级生产力和动物种群动态变化相关性基 础上、掌握现在及未来相关海域渔业资源产出能力, 为我国远洋渔业资源开发和沿岸国家经济发展提供 决策依据,并服务于"海上丝绸之路"发展。

9.2 地球历史重建

采用不同海洋物种为研究对象,通过剖析其印

度洋-西太平洋海域的谱系生物地理进化历史,可以为古特提斯海的消退(Piccoli *et al*, 1987; Hou *et al*, 2011)、青藏高原隆升(施雅风等, 1999; Peng *et al*, 2006)、入海河流演化(Waters *et al*, 2001; Rüber *et al*, 2004)、印度季风-东亚季风演化(Sun *et al*, 2003; He *et al*, 2014)和大洋环流的进化(Benzie, 1999; White *et al*, 2010)等,提供新的线索。

致谢 本研究得到了吴莹教授、杜金洲教授的鼓励和 支持,印度洋和西太平洋鸢乌贼样本采集中,得到 了朱卓毅和江山博士的帮助,在此一并致谢!

参考文献

- 丁宗信,白 虹,1993. 菲律宾东部沿岸流. 海洋科学,(2): 48—51
- 朱永其, 曾成开, 金长茂, 1981. 东海大陆架晚更新世以来海 面变化. 科学通报, (19): 1195—1198
- 汪品先, 1990. 冰期时的中国海—研究现状与问题. 第四纪研 究, (2): 111—124.
- 郑元甲,陈雪忠,程家骅等,2003.东海大陆架生物资源与环 境.上海:上海科技出版社.
- 施雅风,李吉均,李炳元等,1999.晚新生代青藏高原的隆升 与东亚环境变化.地理学报,54(1):10—21
- 谢传礼, 翦知湣, 赵泉鸿等, 1996. 末次盛冰期中国海古地理 轮廓及其气候效应. 第四纪研究, (1): 1—10
- Aoki M, Wada K, 2013. Genetic structure of the wide-ranging fiddler crab Uca crassipes in the west Pacific region. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 93(3): 789—795
- Barber P H, Palumbi S R, Erdmann M V, Moosa M K, 2002. Sharp genetic breaks among populations of *Haptosquilla pulchella* (Stomatopoda) indicate limits to larval transport: patterns, causes, and consequences. Molecular Ecology, 11: 659—674.
- Benzie J A H, 1998. Genetic structure of marine organisms and SE Asian biogeography. In: Hall R, Holloway J D eds. Biogeography and Geological Evolution of SE Asia. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, 197—209
- Benzie J A H, 1999. Genetic structure of coral reef organisms: ghosts of dispersal past. American Zoologist, 39(1): 131-145
- Benzie J A H, Williams S T, 1995. Gene flow among giant clam (*Tridacna gigas*) populations in Pacific does not parallel ocean circulation. Marine Biology, 123(4): 781—787
- Benzie J A H, Williams S T, 1997. Genetic structure of giant clam (*Tridacna maxima*) Populations in the west pacific is not consistent with dispersal by present-day ocean currents. Evolution, 51(3): 768-783
- Biju S D, Bossuyt F, 2003. New frog family from India reveals an ancient biogeographical link with the Seychelles. Nature, 425(6959): 711—714
- Briggs J C, 1974. Marine Zoogeography. New York: McGraw-Hill

- Briggs J C, 1987. Antitropical distribution and evolution in the Indo-West Pacific Ocean. Systematic Zoology, 36(3): 237-247
- Briggs J C, 1999. Coincident Biogeographic patterns: indo-West Pacific Ocean. Evolution, 53(2): 326-353
- Briggs J C, 2000. Centrifugal speciation and centres of origin. Journal of Biogeography, 27(5): 1183—1188
- Briggs J C, 2003. Marine centres of origin as evolutionary engines. Journal of Biogeography, 30(1): 1–18
- Briggs J C, 2005. The marine East Indies: diversity and speciation. Journal of Biogeography, 32(9): 1517–1522
- Chan B K K, Tsang L M, Chu K H, 2006. Morphological and genetic differentiation of the acorn barnacle *Tetraclita* squamosa (Crustacea, Cirripedia) in East Asia and description of a new species of *Tetraclita*. Zoologica Scripta, 36(1): 79–91
- Chao S Y, 1990. Circulation of the East China Sea, a numerical study. Journal of Oceanography, 46(6): 273–295
- Chavez F P, Ryan J, Lluch-Cota S E *et al*, 2003. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. Science, 299(5604): 217–221
- Cowie R H, Holland B S, 2006. Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands. Journal of Biogeography, 33(2): 193–198
- Crandall E D, Frey M A, Grosberg R K et al, 2008. Contrasting demographic history and phylogeographical patterns in two Indo-Pacific gastropods. Molecular Ecology, 17(2): 611—626
- De Bruyn M, Wilson J A, Mather P B, 2004. Huxley's line demarcates extensive genetic divergence between eastern and western forms of the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. Molecular Phylogenetics and Evolution, 30(1): 251-257
- Dodson J J, Tremblay S, Colombani F et al, 2007. Trans-Arctic dispersals and the evolution of a circumpolar marine fish species complex, the capelin (*Mallotus villosus*). Molecular Ecology, 16(23): 5030–5043
- Ekman S, 1953. Zoogeography of the Sea. London: Sidgwick & Jackson
- Fang G H, Susanto D, Soesilo I et al, 2005. A note on the South China Sea shallow interocean circulation. Advances in Atmospheric Sciences, 22(6): 946—954
- Finney B P, Gregory-Eaves I, Douglas M S V *et al*, 2002. Fisheries productivity in the northeastern Pacific Ocean over the past 2,200 years. Nature, 416(6882): 729–733
- Hall R, 1996. Reconstructing Cenozoic S.E. Asia. In: Hall R, Blundell D J eds. Tectonic Evolution of Southeast Asia. London: Geological Society Special Publication, 153—184
- Han Z Q, Gao T X, Yanagimoto T et al, 2008. Deep phylogeographic break among white croaker *Pennahia* argentata (Sciaenidae, Perciformes) populations in North-western Pacific. Fisheries Science, 74(4): 770–780
- Han Z Q, Zheng W, Zhu W B *et al*, 2015a. A barrier to gene flow in the Asian paddle crab, *Charybdis japonica*, in the Yellow Sea. ICES Journal of Marine Science, 72(5): 1440—1448

- Han Z Q, Zhu W B, Zheng W et al, 2015b. Significant genetic differentiation between the Yellow Sea and East China Sea populations of cocktail shrimp *Trachypenaeus curvirostris* revealed by the mitochondrial DNA COI gene. Biochemical Systematics and Ecology, 59: 78—84
- Haq B U, Hardenbol J, Vail P R, 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. Science, 235(4793): 1156—1167
- Hare S R, Mantua N J, Francis R C, 1999. Inverse production regimes: Alaska and west coast pacific salmon. Fisheries, 24(1): 6—14
- He L J, Mukai T, Chu K H *et al*, 2015. Biogeographical role of the Kuroshio Current in the amphibious mudskipper *Periophthalmus modestus* indicated by mitochondrial DNA data. Scientific Reports, 5: 15645
- He L J, Zhang A B, Weese D et al, 2010. Late Pleistocene population expansion of Scylla paramamosain along the coast of China: a population dynamic response to the Last Interglacial sea level highstand. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 385(1-2): 20-28
- He L J, Zhang A B, Weese D *et al*, 2014. Demographic response of cutlassfish (*Trichiurus japonicus and T. nanhaiensis*) to fluctuating palaeo-climate and regional oceanographic conditions in the China seas. Scientific Reports, 4: 6380
- He L J, Zhang A B, Zhu C D et al, 2011. Phylogeography of the mud crab (Scylla serrata) in the Indo-West Pacific reappraised from mitochondrial molecular and oceanographic clues: transoceanic dispersal and coastal sequential colonization. Marine Ecology, 32(1): 52—64
- Hebert P D N, Cywinska A, Ball S L et al, 2003. Biological identifications through DNA barcodes. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 270(1512): 313—321
- Hewitt G M, 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. Biological Journal of the Linnean Society, 58(3): 247–276
- Hewitt G M, 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. Biological Journal of the Linnean Society, 68(1-2): 87-112
- Hori K, Saito Y, Zhao Q H *et al*, 2002. Architecture and evolution of the tide-dominated Changjiang (Yangtze) River delta, China. Sedimentary Geology, 146(3—4): 249—264
- Hou Z E, Sket B, Fišer C et al, 2011. Eocene habitat shift from saline to freshwater promoted Tethyan amphipod diversification. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 108(35): 14533—14538
- Huyghe F, Kochzius M, 2017. Highly restricted gene flow between disjunct populations of the skunk clownfish (*Amphiprion akallopisos*) in the Indian Ocean. Marine Ecology, 38(1): e12357
- Ichikawa H, Beardsley R C, 2002. The current system in the Yellow and East China seas. Journal of Oceanography, 58: 77–92

Jarman S N, Elliott N G, 2000. DNA evidence for morphological

and cryptic Cenozoic speciations in the Anaspididae, 'living fossils' from the Triassic. Journal of Evolutionary Biology, 13(4): 624-633

- Kanemori Y, Takegaki T, Natsukari Y, 2006. Genetic population structure of the mudskipper *Boleophthalmus pectinirostris* inferred from mitochondrial DNA sequences. Japanese Journal of Ichthyology, 53(2): 133–141
- Kato Y, Yagi T, 2004. Biogeography of the subspecies of *Parides* (*Byasa*) alcinous (Lepidoptera: Papilionidae) based on a phylogenetic analysis of mitochondrial ND5 sequences. Systematic Entomology, 29(1): 1—9
- Keenan C P, Davie P J F, Mann D L, 1998. A revision of the genus *Scylla* De Haan, 1833 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Portunidae). The Raffles Bulletin of Zoology, 46: 217–245
- Knowlton N, Weigt L A, 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 265(1412): 2257—2263
- Kojima S, Hayashi I, Kim D et al, 2004. Phylogeography of an intertidal direct-developing gastropod Batillaria cumingi around the Japanese Islands. Marine Ecology Progress Series, 276: 161–172
- Kojima S, Kamimura S, Iijima A et al, 2005. Phylogeography of the endangered tideland snail Batillaria zonalis in the Japanese and Ryukyu Islands. Ecological Research, 20(6): 686—694
- Kojima S, Kamimura S, Iijima A et al, 2006. Molecular phylogeny and population structure of tideland snails in the genus Cerithidea around Japan. Marine Biology, 149(3): 525—535
- Kojima S, Segawa R, Hayashi I, 1997. Genetic differentiation among populations of the Japanese turban shell *Turbo* (*Batillus*) cornutus corresponding to warm currents. Marine Ecology Progress Series, 150: 149–155
- Kojima S, Segawa R, Hayashi I, 2000. Stability of the courses of the warm coastal currents along the Kyushu Island suggested by the population structure of the Japanese Turban shell, *Turbo (Batillus) cornutus*. Journal of Oceanography, 56(5): 601—604
- Ladd H S, 1960. Origin of the Pacific island molluscan fauna. American Journal of Science, 258: 137–150
- Lee T Y, Lawver L A, 1995. Cenozoic plate reconstruction of Southeast Asia. Tectonophysics, 251(1--4): 85-138
- Letouzey J, Kimura M, 1985. Okinawa Trough genesis: structure and evolution of a backarc basin developed in a continent. Marine and Petroleum Geology, 2(2): 111–130
- Liu S Y V, Chang F T, Borsa P *et al*, 2014. Phylogeography of the humbug damselfish, *Dascyllus aruanus* (Linnaeus, 1758): evidence of Indo-Pacific vicariance and genetic differentiation of peripheral populations. Biological Journal of the Linnean Society, 113(4): 931–942
- Liu Z Q, Gan J P, 2017. Three-dimensional pathways of water masses in the South China Sea: a modeling study. Journal of Geophysical Research: Oceans, 122(7): 6039–6054

- Longhurst A, Sathyendranath S, Platt T *et al*, 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. Journal of Plankton Research, 17(6): 1245–1271
- Lukas R, Yamagata T, McCreary J P, 1996. Pacific low-latitude western boundary currents and the Indonesian throughflow. Journal of Geophysical Research: Oceans, 101(C5): 12209—12216
- Maekawa K, Lo N, Kitade O et al, 1999. Molecular phylogeny and geographic distribution of wood-feeding cockroaches in East Asian Islands. Molecular Phylogenetics and Evolution, 13(2): 360—376
- Milliman J D, Meade R H, 1983. World-wide delivery of river sediment to the oceans. The Journal of Geology, 91(1): 1-21
- Mukai T, Sugimoto M, 2006. Genetic population structure of the mudskipper, *Periophthalmus modestus*, in Japan inferred from mitochondrial DNA sequence variations. Japanese Journal of Ichthyology, 53(2): 151–158
- Naderloo R, Schubart C D, Shih H T, 2016. Genetic and morphological separation of *Uca occidentalis*, a new East African fiddler crab species, from *Uca annulipes* (H. Milne Edward, 1837) (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology, 262: 10–19
- Naimie C E, Blain C A, Lynch D R, 2001. Seasonal mean circulation in the Yellow Sea—a model-generated climatology. Continental Shelf Research, 21(6—7): 667—695
- Nakamura K, Suwa R, Denda T *et al*, 2009. Geohistorical and current environmental influences on floristic differentiation in the Ryukyu Archipelago, Japan. Journal of Biogeography, 36(5): 919–928
- Nan F, Xue H J, Yu F, 2015. Kuroshio intrusion into the South China Sea: a review. Progress in Oceanography, 137: 314-333
- Ni G, Li Q, Kong L F *et al*, 2014. Comparative phylogeography in marginal seas of the northwestern Pacific. Molecular Ecology, 23(3): 534–548
- Ogoh K, Ohmiya Y, 2005. Biogeography of luminous marine ostracod driven irreversibly by the Japan Current. Molecular Biology and Evolution, 22(7): 1543—1545
- Ota H, 2000. The current geographic faunal pattern of reptiles and amphibians of the ryukyu archipelago and adjacent regions. Tropics, 10(1): 51-62
- Otwoma L M, Kochzius M, 2016. Genetic population structure of the coral reef Sea Star *Linckia laevigata* in the Western Indian Ocean and Indo-West Pacific. PLoS One, 11(10): e0165552
- Page T J, Baker A M, Cook B D et al, 2005. Historical transoceanic dispersal of a freshwater shrimp: the colonization of the South Pacific by the genus Paratya (Atyidae). Journal of Biogeography, 32(4): 581—593
- Palumbi S R, 1996. What can molecular genetics contribute to marine biogeography? An urchin's tale. Journal of

Experimental Marine Biology and Ecology, 203(1): 75-92

- Palumbi S R, 1997. Molecular biogeography of the Pacific. Coral Reefs, 16(SI): S47—S52
- Peng Z G, Ho S Y W, Zhang Y G et al, 2006. Uplift of the Tibetan plateau: evidence from divergence times of glyptosternoid catfishes. Molecular Phylogenetics and Evolution, 39(2): 568—572
- Piccoli G, Sartori S, Franchino A, 1987. Benthic molluscs of shallow Tethys and their destiny. In: McKenzie K G ed. Proceedings International Symposium on Shallow Tethys. Rotterdam: A.A. Balkema, 333—373
- Polgar G, Zane L, Babbucci M et al, 2014. Phylogeography and demographic history of two widespread Indo-Pacific mudskippers (Gobiidae: *Periophthalmus*). Molecular Phylogenetics and Evolution, 73: 161–176
- Pollock D E, 1993. Speciation in spiny lobsters-clues to climatically-induced changes in ocean circulation patterns. Bulletin of Marine Science, 53(3): 937–944
- Prell W L, Hutson W H, Williams D F et al, 1980. Surface circulation of the Indian Ocean during the last glacial maximum, approximately 18,000 yr B.P. Quaternary Research, 14(3): 309—336
- Rand D M, 1994. Thermal habit, Metabolic rate and the evolution of mitochondrial DNA. Trends in Ecology & Evolution, 9(4): 125—131
- Roderick G K, Gillespie R G, 1998. Speciation and phylogeography of Hawaiian terrestrial arthropods. Molecular Ecology, 7(4): 519–531
- Rüber L, Britz R, Kullander S O et al, 2004. Evolutionary and biogeographic patterns of the Badidae (Teleostei: Perciformes) inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequence data. Molecular Phylogenetics and Evolution, 32(3): 1010–1022
- Santini F, Winterbottom R, 2002. Historical biogeography of Indo-western Pacific coral reef biota: is the Indonesian region a Centre of origin? Journal of Biogeography, 29(2): 189-205
- Sherman K, Duda A M, 1999a. An ecosystem approach to global assessment and management of coastal waters. Marine Ecology Progress Series, 190: 271–287
- Sherman K, Duda A M, 1999b. Large marine ecosystems: an emerging paradigm for fishery sustainability. Fisheries, 24(12): 15-26
- Shi M C, Chen C S, Xu Q C et al, 2002. The role of Qiongzhou Strait in the seasonal variation of the South China Sea circulation. Journal of Physical Oceanography, 32(1): 103—121
- Shih H T, Kamrani E, Davie P J F et al, 2009a. Genetic evidence for the recognition of two fiddler crabs, Uca iranica and U. albimana (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae), from the northwestern Indian Ocean, with notes on the U. lactea species-complex. Hydrobiologia, 635: 373–382
- Shih H T, Naruse T, Ng P K L, 2010. Uca jocelynae sp. nov., a new species of fiddler crab (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from the Western Pacific. Zootaxa, 2337:

47—62

- Shih H T, Yeo D C J, Ng P K L, 2009b. The collision of the Indian plate with Asia: molecular evidence for its impact on the phylogeny of freshwater crabs (Brachyura: Potamidae). Journal of Biogeography, 36(4): 703-719
- Silva I C, Mesquita N, Paula J, 2010. Lack of population structure in the fiddler crab *Uca annulipes* along an East African latitudinal gradient: genetic and morphometric evidence. Marine Biology, 157(5): 1113–1126
- Spalding M D, Fox H E, Allen G R et al, 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. BioScience, 57(7): 573—583
- Stehli F G, Wells J W, 1971. Diversity and age patterns in hermatypic corals. Systematic Biology, 20(2): 115-126
- Sulaiman Z H, Ovenden J R, 2010. Population genetic evidence for the east-west division of the narrow-barred Spanish mackerel (*Scomberomorus commerson*, Perciformes: Teleostei) along Wallace's Line. Biodiversity and Conservation, 19(2): 563—574
- Summerfield M A, Hulton N J, 1994. Natural controls of fluvial denudation rates in major world drainage basins. Journal of Geophysical Research: Solid Earth, 99(B7): 13871—13883
- Sun X J, Luo Y L, Huang F *et al*, 2003. Deep-sea pollen from the South China Sea: pleistocene indicators of East Asian monsoon. Marine Geology, 201(1-3): 97-118
- Tamaki K, Honza E, 1991. Global tectonics and formation of marginal basins: role of the western Pacific. Episodes, 14(3): 224-230
- Timm J, Kochzius M, 2008. Geological history and oceanography of the Indo-Malay Archipelago shape the genetic population structure in the false clown anemonefish (*Amphiprion ocellaris*). Molecular Ecology, 17(18): 3999–4014
- Tsang L M, Achituv Y, Chu K H *et al*, 2012. Zoogeography of intertidal communities in the West Indian Ocean as determined by ocean circulation systems: patterns from the *Tetraclita* barnacles. PLoS One, 7(9): e45120
- Tsang L M, Chan B K K, Wu T H et al, 2008. Population differentiation in the barnacle Chthamalus malayensis: postglacial colonization and recent connectivity across the Pacific and Indian Oceans. Marine Ecology Progress Series, 364: 107–118
- Ujiié H, Tanaka Y, Ono T, 1991. Late Quarternary paleoceanographic record from the middle Ryukyu Trench slope, northwest Pacific. Marine Micropaleontology, 18(1–2): 115–128
- Ujiié H, Ujiié Y, 1999. Late quaternary course changes of the Kuroshio Current in the Ryukyu Arc region, northwestern Pacific Ocean. Marine Micropaleontology, 37(1): 23-40
- Voris H K, 2000. Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: shorelines, river systems and time durations. Journal of Biogeography, 27(5): 1153—1167
- Wang J, Tsang L M, Dong Y W, 2015. Causations of phylogeographic barrier of some rocky shore species along the Chinese coastline. BMC Evolutionary Biology, 15: 114
- Wang L, Liu S F, Zhuang Z M et al, 2013. Population Genetic Studies Revealed Local Adaptation in a High Gene-Flow

Marine Fish, the Small Yellow Croaker (*Larimichthys polyactis*). PLoS One, 8(12): e83493

- Wang P X, 2004. Cenozoic deformation and the history of sea-land interactions in Asia. In: Clift P, Kuhnt W, Wang P X et al eds. Continent-Ocean Interactions within East Asian Marginal Seas. Washington, DC, USA: American Geophysical Union, 1–22
- Waters J M, Craw D, Youngson J H et al, 2001. Genes meet geology: fish phylogeographic pattern reflects ancient, rather than modern, drainage connections. Evolution, 55(9): 1844—1851
- White C, Selkoe K A, Watson J et al, 2010. Ocean currents help explain population genetic structure. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 277(1688): 1685—1694
- Wilkinson M, Sheps J A, Oommen O V et al, 2002. Phylogenetic relationships of Indian caecilians (Amphibia: Gymnophiona) inferred from mitochondrial rRNA gene sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution, 23(3): 401–407
- Wu H, Shen J, Zhu J R et al, 2014. Characteristics of the Changjiang plume and its extension along the Jiangsu Coast. Continental Shelf Research, 76: 108–123
- Xu J W, Chan T Y, Tsang L M et al, 2009. Phylogeography of the mitten crab Eriocheir sensu stricto in East Asia: pleistocene isolation, population expansion and secondary contact. Molecular Phylogenetics and Evolution, 52(1): 45—56
- Xu X D, Oda M, 1999. Surface-water evolution of the eastern East China Sea during the last 36,000 years. Marine Geology, 156(1-4): 285-304
- Yamaguchi S, 2003. Biogeographical history and morphological evolution of two closely related ostracod species, *Ishizakiella ryukyuensis* and *I. miurensis*. Journal of Crustacean Biology, 23(3): 623–632
- Yang L, Hou Z E, Li S Q, 2013. Marine incursion into East Asia: a forgotten driving force of biodiversity. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280(1757): 20122892
- Yu D H, Chu K H, 2006. Low genetic differentiation among widely separated populations of the pearl oyster *Pinctada fucata* as revealed by AFLP. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 333(1): 140–146
- Yuan D L, Zhu J R, Li C Y et al, 2008. Cross-shelf circulation in the Yellow and East China Seas indicated by MODIS satellite observations. Journal of Marine Systems, 70(1-2): 134-149
- Zhang L L, Wu J, Wang F J *et al*, 2020. Seasonal and interannual variability of the currents off the new guinea coast from mooring measurements. Journal of Geophysical Research: Oceans, 125(12): e2020JC016242
- Zhou F L, Jiang S G, Jiang Y J et al, 2009. Population genetic structure of the tiger prawn (*Penaeus monodon*) in the coastal waters of South China, based on mitochondrial DNA control region sequences. Journal of Applied Ichthyology, 25(4): 411—416
- Zhu P, Wu H, 2018. Origins and transports of the low-salinity coastal water in the southwestern Yellow Sea. Acta Oceanologica Sinica, 37(4): 1–11

PHYLOGEOGRAPHIC PATTERN OF MARINE FAUNA IN THE INDO-WEST PACIFIC

HE Li-Jun^{1, 2}, REN Hui-Min¹, XU Sha-Sha¹, ZHANG Jing¹

(1. State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, East China Normal University, Shanghai 200241, China; 2. Institute of Eco-Chongming, East China Normal University, Shanghai 202162, China)

Abstract The globally highest primary productivity and fishery production have been observed in the Indo-West Pacific due to many wide continental shelves, islands, and marginal seas over there. Especially, as the centers of biodiversity terrestrial materials input and the energy fluxes between the two oceans, the East Indies Triangle played an important role in spatial distribution and evolution of global marine species. By linking physical and chemical oceanographic conditions, we summarized the phylogeographic patterns of regional marine fauna in the Indo-West Pacific based on mitochondrial and nuclear genomics. (1) In coastal China seas, the Leizhou Peninsula-Hainan Island, glacial exposed Taiwan Strait, Changjiang (Yangtze) River Plume, and old Huanghe (Yellow) River estuary acted as physical barriers and biogeographic boundaries to limit marine organisms' migration among seas. In general, widespread marine species from the South China Sea, East China Sea, Yellow Sea, and Bohai Sea possess a single star-like clade suggesting recent population expansion, and some endemic species in the South China Sea are composed of multiple divergent clades indicating genetic equilibrium population. Furthermore, regional populations showed different population dynamic histories related to different oceanographic conditions between the South China Sea and East China Sea. (2) Along the route of the Kuroshio flowing in the Northwest Pacific Ocean, the main axis and branches of Kuroshio could have acted as biogeographical barriers to limit gene flow of coastal species among mainland China, Ryukyu Islands, main Japanese Islands, and Korean Peninsula. (3) The two clades separated by the Wallace's Line, Huxley's Line, and Indian Ocean-Pacific Ocean's Line were usually observed in marine and anadromous saltwater species from the East Indies Triangle. (4) An across-equatorial gene flow perpendicular to present ocean surface currents was observed in different marine species between the northwest Pacific and southwest Pacific due to north-flowing subsurface current and seasonal reversal of coastal surface current. (5) Some species shared by the East Indian Ocean and West Indian Ocean originated generally from the East Indian Ocean and migrated to West Indian Ocean through transoceanic dispersal carried by the west flowing South Equatorial Current. (6) Two different patterns of genetic structure, viz. genetic homogeneous (stochasticly mixed) population and deeply divergent populations/lineages were often observed in different species from the West Indian Ocean. (7) Bidirectional gene flow could be responsible for shared marine species between the South China Sea and northeastern Indian Ocean. (8) Some evolutional signals of ancient geologic events, palaeo-oceanographic conditions and climatic events can be implicated by phylogeographic histories of different marine species due to co-evolution among them. Key words Indo-West Pacific; biodiversity; phylogeography; genetic structure; population dynamics; colonization history