

DOI: 10.12131/20210119

文章编号: 2095-0780-(2022)01-0153-07

• 研究简报 •

## 基于线粒体 NADH 脱氢酶亚基 2 标记的东南太平洋不同表型间茎柔鱼群体遗传学分析

徐 豪<sup>1</sup>, 梁绪虹<sup>1</sup>, 王丛丛<sup>1,2</sup>, 李 纲<sup>1,2</sup>

1. 上海海洋大学 海洋科学学院, 上海 201306

2. 国家远洋渔业工程技术研究中心/大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室/农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306

**摘要:** 为了解东南太平洋茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 大、中、小3种表型群体间的遗传分化和结构, 利用线粒体NADH脱氢酶亚基2 (ND2) 基因, 对东南太平洋大、中、小3种表型群, 共90尾性成熟茎柔鱼样本进行群体遗传学研究。ND2基因序列测序结果显示3个表型群总的单倍型多样性指数 ( $H_d$ ) 为0.818, 核苷酸多样性指数 ( $P_i$ ) 为0.002 40, 表现出较高的单倍型多样性和较低的核苷酸多样性。来源于群体内的变异达到了100.45%, 两两群体间的遗传分化系数( $F_{st}$ )均小于0.05 ( $P>0.05$ ), 且基因流( $N_m$ )远大于1, 说明3种表型的茎柔鱼未出现显著的遗传分化。中性检验呈显著负值 ( $F_s = -8.617\ 73, P<0.01$ ), 核苷酸错配分布曲线均出现明显单峰, 推测东南太平洋茎柔鱼在历史上可能经历过快速的群体扩张事件。该研究结果表明分布于东南太平洋不同海域茎柔鱼大、中、小3个表型群之间因生殖行为可能存在广泛的基因交流, 应属于同一个种群, 在渔业管理上应予以充分考虑。

**关键词:** 茎柔鱼; 种群遗传结构; 遗传多样性; ND2 基因; 种群扩张

中图分类号: Q 319<sup>+</sup>.1

文献标志码: A

开放科学 (资源服务) 标识码 (OSID):



## Population genetic structures of *Dosidicus gigas* in Southeast Pacific Ocean based on mitochondrial NADH dehydrogenase subunit 2 gene

XU Hao<sup>1</sup>, LIANG Xuhong<sup>1</sup>, WANG Congcong<sup>1,2</sup>, LI Gang<sup>1,2</sup>

1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

2. Shanghai Ocean University/National Distant-Water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai Ocean University/Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education/Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China

**Abstract:** To understand the genetic differentiation and structure among the large, medium and small phenotypic groups of *Dosidicus gigas* in the Southeast Pacific Ocean, we studied a total of 90 samples of matured *D. gigas* from different phenotypic groups for population genetics by using the mitochondrial NADH dehydrogenase subunit 2 (ND2) gene. The average haplotype diversities ( $H_d$ ) and nucleotide diversities ( $P_i$ ) of the three groups of *D. gigas* were 0.818 and 0.002 40, respectively, showing a high haplotype diversity index but a low nucleotide diversity index. The genetic variation observed within populations reached

收稿日期: 2021-04-19; 修回日期: 2021-06-03

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2019YFD0901404); 国家自然科学基金项目 (31702312); 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室开放基金项目 (A1-2006-00-301106)

作者简介: 徐 豪 (1994—), 男, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源。E-mail: 1185323036@qq.com

通信作者: 王丛丛 (1984—), 女, 讲师, 博士, 从事环境 DNA 和种群遗传学研究。E-mail: ccwang@shou.edu.cn

李 纲 (1978—), 男, 副教授, 博士, 从事渔业资源研究。E-mail: g-li@shou.edu.cn

100.45%. The value of genetic differentiation index ( $F_{st}$ ) was less than 0.05 ( $P>0.05$ ), but the gene flow ( $N_m$ ) was far more than 1, indicating no significant genetic divergence among the three phenotypes of *D. gigas*. The neutrality test was highly significantly negative ( $F_s=-8.617\ 73$ ,  $P<0.01$ ) and the nucleotide mismatch distribution curves all showed significant single peaks, suggesting that *D. gigas* in the Southeast Pacific Ocean might have historically experienced rapid population expansion events. In conclusion, there may be extensive genetic exchange between different phenotypic groups of *D. gigas* in Southeast Pacific Ocean due to their reproductive behavior and that they should belong to the same stock, which must be fully considered in fisheries management.

**Key words:** *Dosidicus gigas*; Population genetic structure; Genetic diversity; ND2 gene; Population expansion

茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 隶属于枪形目、柔鱼科、茎柔鱼属, 是柔鱼科体型最大、资源量最为丰富的种类之一<sup>[1-2]</sup>。茎柔鱼广泛分布于东太平洋 (140°W 以东, 40°N—47°S), 加利福尼亚湾至智利北部是其主要分布区域, 特别是秘鲁和加利福尼亚湾海域是其重要渔场<sup>[3]</sup>。目前, 茎柔鱼已成为世界头足类产量最高的种类之一, 也是中国鱿钓渔业重要的捕捞对象。据联合国粮食及农业组织 (FAO) 统计, 2018 年茎柔鱼产量已占中国头足类产量的 30% 以上<sup>[4]</sup>。根据性成熟时胴长, Nigmatullin 等<sup>[3]</sup>将东南太平洋茎柔鱼分为 3 个群体: 大表型群[成年雄性的胴长 (ML) 400~500 mm、雌性 550~650 mm 至 1 000~1 200 mm], 中表型群[分别为 240~420 mm 和 280~600 mm] 和小表型群[分别为 130~260 mm 和 140~340 mm]。研究表明, 茎柔鱼个体繁殖力与其个体大小密切相关, 体型越大, 其繁殖力也会越强<sup>[5-6]</sup>, 了解不同表型茎柔鱼间的群体结构是对其进行资源评估和管理必不可少的方面。同时, 鱿鱼类又处于生态系统中承上启下的中间地位, 其资源的变动直接影响到整个生态系统的稳定性<sup>[7]</sup>。因此, 作为南太平洋区域渔业管理组织重要的管理对象, 科学有效地对茎柔鱼资源进行评估管理是维持茎柔鱼渔业可持续发展的重中之重, 种群是渔业管理的基本单位, 对茎柔鱼种群结构及其时空分布变动的认知将直接影响资源评估结果及后续的资源管理。

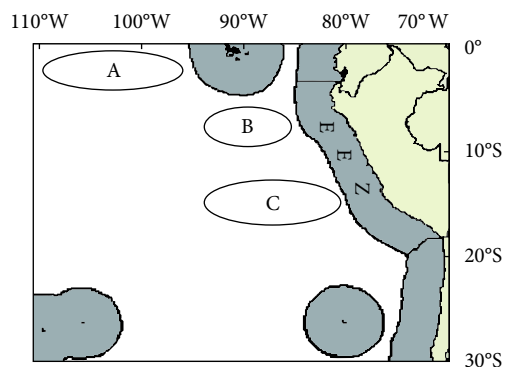
东南太平洋茎柔鱼分布非常广泛, 跨越不同气压带、洋流系统和生态系统, 栖息环境复杂多变, 单一的形态学手段无法科学有效地将不同区域、不同大小以及不同环境条件下的茎柔鱼群体进行划分, 而种群遗传学研究则可通过一定的 DNA 标记识别离散的亚种群, 从而了解种群结构、种内变异性和基因流。由于茎柔鱼在渔业及生态系统中的重要性, 近年来对茎柔鱼群体遗传学的研究也逐渐增多, 如利用线粒体 DNA 标记 CO I<sup>[8]</sup> 对不同区域茎柔鱼群体遗传差异的研究, Sanchez 等<sup>[9]</sup>利用线粒体 DNA 标记 ND2 和微卫星标记对东太平洋的茎柔鱼种群历史动态的研究, 以及刘连为等<sup>[10]</sup>利用线粒体 DNA 标记 *Cyt b* 和微卫星标记对秘鲁外海茎柔鱼大型群与小型群体进行群体遗传学的研究。中国远洋鱿钓渔业在东南太平洋的主要作业海

域为赤道及秘鲁外海公海海域, 不同海域的性成熟茎柔鱼的渔获物胴长存在显著差异 (3 种表型), 而目前国内尚未见对大、中、小 3 种表型以及主要作业海域茎柔鱼遗传结构进行评估, 为此本研究选取进化速率适中的线粒体 NADH 脱氢酶亚基 2 (ND2) 基因来分析东南太平洋不同表型茎柔鱼的群体遗传结构, 以期对茎柔鱼渔业资源的管理和可持续开发利用提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 样本采集和 DNA 提取

实验样本源自于舟山宁泰远洋渔业有限公司国家远洋渔业观察员计划信息船及观察员于 2018 年和 2019 年在东南太平洋公海随机采集的茎柔鱼样本, 主要的 3 块采样区域 (A、B、C) 见图 1。茎柔鱼样本经速冻、冷藏后运回上海海洋大学实验室。选择性成熟个体, 根据胴长将样本分成大、中、小 3 种表型组, 并取其胴体肌肉, 利用标准酚氯仿抽提法提取基因组 DNA<sup>[11]</sup>, 经 1% 琼脂糖凝胶电泳检测, -20 °C 保存备用。样本采集时间、区域、数量以及对应体长组见表 1。



EEZ. 专属经济区; A、B、C. 采样区。  
EEZ. Exclusive Economic Zone; A, B, C. Sampling sites.

图1 主要采样区域

Fig. 1 Main sampling sites

### 1.2 PCR 扩增及序列测定

反应体系为 25  $\mu$ L, 其中 DNA 模板 0.3  $\mu$ L、PCRMix 12.5  $\mu$ L、上下游引物各 1  $\mu$ L、双蒸水 10.2  $\mu$ L。PCR

表1 样本采集区域与数量  
Table 1 Area and number of samples

样品表型 Phenotype of samples	采样区域 Sampling sites	采样数目 Number of samples/尾	采样时间 Sampling date	样品胴长 Mantle length of samples/cm
大表型 Large	76°W—81°W, 17°S—20°S	18	2018年10月	100~120
中表型 Middle	79°W—86°W, 3°S—20°S	42	2019年8月	30~60
小表型 Small	95°W—106°W, 1°S—3°S	30	2018年8月	15~25

扩增引物序列根据软件 Primer 5.0 设计, 参考序列为茎柔鱼线粒体 ND2 序列 (Gene ID 5 469 438), 由生工生物工程 (上海) 有限公司合成, 具体引物序列见表 2。

表2 引物序列  
Table 2 Primer sequences

引物 Primer	引物序列 (5'—3') Reference sequence (5'—3')	产物长度 Product length/bp
ND2-F	GCTGCTAACTTTATTTTGAGC	876
ND2-R	ATTAGTCTTAGAGAAGTTCC	

扩增 ND2 序列的反应条件为 95 ℃ 2 min; 95 ℃ 60 s, 57 ℃ 30 s, 72 ℃ 90 s, 26 个循环; 72 ℃ 5 min。扩增后的 PCR 产物通过琼脂糖凝胶电泳检测后, 送至生工生物工程 (上海) 有限公司进行序列测定。

1.3 数据处理与分析

测序后的 ND2 基因序列在 MEGA 7.0<sup>[12]</sup> 软件中选用 Clustal W 比对后进行裁剪得到可用的序列, 并根据邻接法 (Nighbour-joining, NJ) 以鸢乌贼 (*Symplectoteuthis oualanensis*) ND2 基因序列作为外群绘制系统发育进化树。通过软件 DnaSP 6.12<sup>[13]</sup> 分析核苷酸组成、单倍型数 ( $H$ )、单倍型多样性指数 ( $H_d$ )、核苷酸多样性指数 ( $P_i$ ) 并计算得到用于后续分析的单倍型数据。利用获得的 ND2 单倍型数据在 Network 4.0<sup>[14]</sup> 软件中制作单倍型网络图, 并在 Arlepuin 3.5.2.软件<sup>[15]</sup> 中通过 AMOVA 分析计算遗传分化系数 ( $F_{st}$ ) 和基因流 ( $N_m$ ) 并评估种群的遗传多样性水平。根据 Tajiam's  $D$ <sup>[16]</sup>、Fu's  $F_s$ <sup>[17]</sup> 中性检验结果和核苷酸不对称分布

情况<sup>[18-19]</sup> 对种群历史动态进行分析。

2 结果

2.1 序列分析

经过 Clustal W 序列比对裁剪, 获得 90 条长度为 876 bp 的茎柔鱼部分 ND2 基因序列, 包含 33 个单倍型, 其中 22 个单倍型分别只属于 3 个群体中的某一个, 所占总频率为 0.666 7。在分析的 ND2 基因序列中, 检测到 31 个可变 (多态) 位点, 其中包含 17 个单一突变位点和 14 个简约信息位点。另外, 90 个茎柔鱼样本的 C、T、A、G 4 种碱基的比例分别为 7.28%、22.40%、33.12%、37.2%, A+T 的含量 (55.52%) 显著高于 C+G 的含量 (44.48%), 其中 G 含量最高, C 含量最低。

2.2 遗传多样性分析

3 个表型群体茎柔鱼的  $H_d$  均较高, 其中中表型群的  $H_d$  (0.872) 高于另外 2 个表型群 (0.797 和 0.768),  $P_i$  同样如此 (表 3)。基于 ND2 基因序列的 AMOVA 分析结果表明来源于种群内的变异达到了 100.45%, 说明所有的变异都来自群体内。

$F_{st}$  可用来表征种群内各亚种群间的近交程度, 两两表型群间的  $F_{st}$  均小于 0.05 且  $P$  均大于 0.05, 而两两表型群间的  $N_m$  均远大于 1, 这表明东南太平洋大、中、小 3 种表型的茎柔鱼群体间具有频繁的基因交流, 未出现显著的遗传分化 (表 4)。

2.3 茎柔鱼历史种群动态分析

在种群扩张模型中对 3 个表型群以及平均的粗糙指数

表3 基于ND2序列的茎柔鱼遗传多样性参数  
Table 3 Genetic diversity parameters of ND2 gene sequences in *D. gigas*

项目 Item	大表型 Large	中表型 Middle	小表型 Small	全部样本 Total
样本数 Number of samples	18	42	30	90
多态性位点数 Number of polymorphism sites	14	18	14	31
单倍型多样性 ( $H_d$ ) Haplotype diversity	0.797	0.872	0.768	0.818
核苷酸多样性 ( $P_i$ ) Nucleotide diversity	0.002 25	0.002 85	0.001 86	0.002 40
单倍型数 Number of haplotypes	9	20	13	33

表4 基于ND2基因的茎柔鱼群体间遗传分化系数 (对角线下方) 和基因流 (对角线上方)

Table 4 Population pairwise  $F_{st}$  (below diagonal) and gene flow ( $N_m$ , above diagonal) of populations based on ND2 gene sequences

遗传分化系数/ 基因流 $F_{st}/N_m$	大表型 Large	中表型 Middle	小表型 Small
大表型 Large		Inf	Inf
中表型 Middle	-0.003 57 ( $P>0.05$ )		Inf
小表型 Small	-0.012 70 ( $P>0.05$ )	-0.002 14 ( $P>0.05$ )	

注: Inf. 无限大。  
Note: Inf. Infinite.

(Raggedness index) 进行计算, 发现  $P$  均大于 0.05, 无显著性差异, 表示这个数据适合于种群扩张模型。基于 ND2 基因序列的 Tajima's  $D$  和 Fu's  $F_s$  中性检验结果见表 5, 所有表型群以及平均的 Tajima's  $D$  和 Fu's  $F_s$  均为负数, 但中表

型群的 Tajima's  $D$  不存在显著差异 ( $P>0.05$ ), 所有表型群的 Fu's  $F_s$  均表现出显著差异 ( $P<0.05$ )。负的 Tajima's  $D$  和 Fu's  $F_s$  以及两者差异显著的  $P$  表示种群经历过扩张, 从理论上说, Fu's  $F_s$  方法检验效果要比 Tajima 可靠, 因此, 可以认为 3 个区域群体在历史上经历了种群扩张事件。同样, 基于 ND2 基因序列的核苷酸不配对分布结果显示, 3 个表型群以及总体的核苷酸错配分布曲线均出现了明显的单峰 (图 2), 说明茎柔鱼群体在历史上经历了种群扩张事件, 与中性检验的结果相一致。

2.4 茎柔鱼群体的系统进化关系

利用 MAGE 7.0 软件基于 ND2 基因序列以 Kimura 双参数模型 (K-2-P) 构建 NJ 树 (图 3)。茎柔鱼群体 NJ 系统进化树中无明显分支, 且分支间遗传距离较小, 3 个表型群体较随机地分布在进化树中, 表明茎柔鱼群体未出现遗传分化。

表5 中性检验结果和Raggedness index的计算 (包含P)  
Table 5 Results of neutrality tests and Raggedness index including  $P$ -values

群体 Population	中性检验 Neutrality test		粗糙指数 Raggedness index ( $P$ )
	Tajima's $D$ ( $P$ )	Fu's $F_s$ ( $P$ )	
大表型 Large	-1.938 06 ( $P<0.05$ )	-3.754 03 ( $P<0.05$ )	0.054 04 ( $P>0.05$ )
中表型 Middle	-1.303 59 ( $P>0.05$ )	-13.660 82 ( $P<0.01$ )	0.045 89 ( $P>0.05$ )
小表型 Small	-1.797 99 ( $P<0.05$ )	-8.438 33 ( $P<0.01$ )	0.032 32 ( $P>0.05$ )
平均值 Mean	-1.679 88 ( $P<0.05$ )	-8.617 73 ( $P<0.01$ )	0.044 08 ( $P>0.05$ )

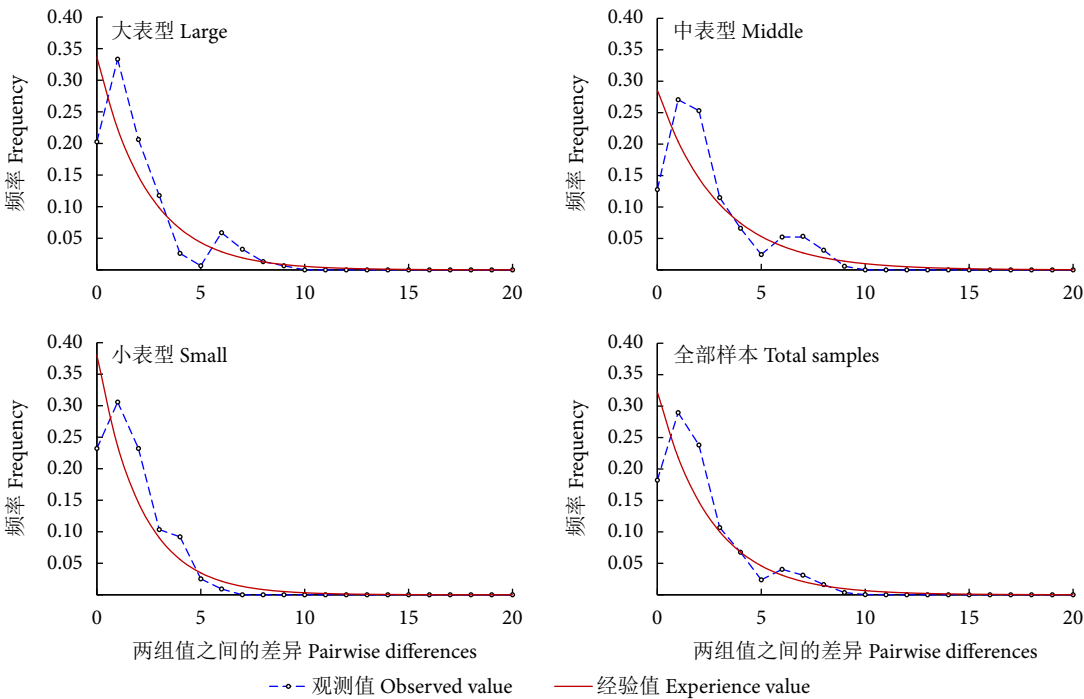


图2 基于ND2基因的茎柔鱼群体核苷酸不配对分布

Fig. 2 Mismatch distribution graphs of populations based on ND2 gene sequences

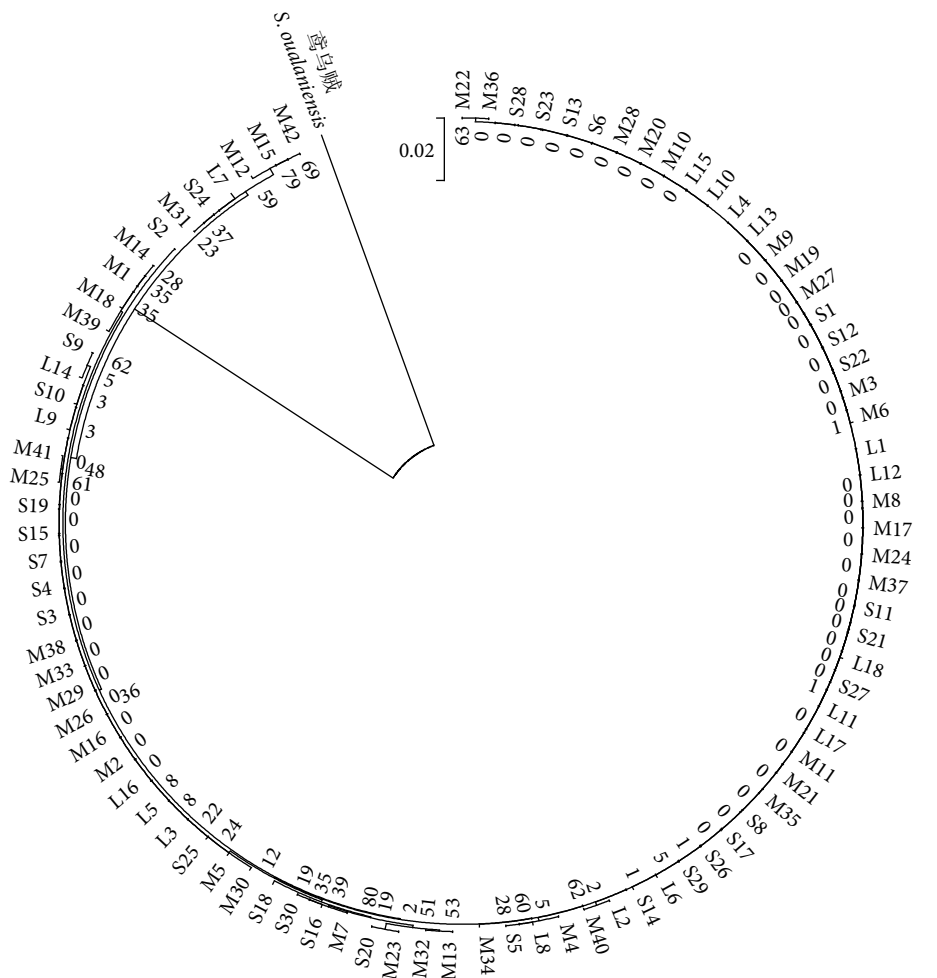


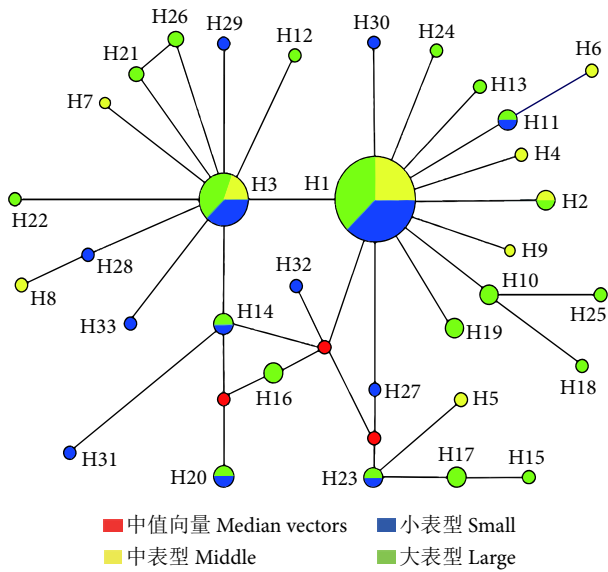
图3 基于ND2基因的茎柔鱼NJ系统进化树

Fig. 3 Rooted neighbor-joining tree of populations based on ND2 gene haplotypes

通过 ND2 基因单倍型序列以 Network 绘制网络图 (Median-joining network, MJ 网络图, 图 4)。发现 H1 和 H3 是主要的核心单倍型, 通过单一突变或多步突变相连, 并都包含了来自 3 个表型群内的单倍型。同时, 3 个表型群单倍型间彼此相互关联, 不存在与 3 个表型群对应的独立单倍型, 这也证明了 3 个区域群体间存在一定的基因交流。且网络图呈放射状分布, 这与之前的种群扩张模式相一致, 进一步验证种群扩张事件的发生。

3 讨论

东南太平洋不同表型群的茎柔鱼在地理分布上存在显著差异, 大表型群主要分布在栖息范围的南部, 中表型群在整个栖息范围内均有分布, 而小表型群主要分布在赤道海域<sup>[3]</sup>。同时由于茎柔鱼渔业资源分布广、资源量大, 种群的迁徙变动受到复杂的洋流体系影响, 单一的形态学手段无法科学有效地识别不同区域、不同大小以及不同环境条件下的茎柔鱼亚种群, 而种群遗传学的研究则可以通过一定的 DNA 标记识别离散的亚种群, 从而了解种群结



圆的面积和单倍型的频率之间成正比。  
Circle sizes are proportional to the frequencies of the respective haplotype.

图4 茎柔鱼ND2基因单倍型的网络图

Fig. 4 Median-joining network of ND2 gene haplotypes of *D. gigas*



构、种内变异性和基因流。在分子标记的选取中,与能量物质腺嘌呤核苷三磷酸(ATP)产生直接相关的线粒体NADH脱氢酶亚基在环境因子胁迫下的适应性进化中具有适中的进化速率<sup>[20]</sup>,同时根据陈维<sup>[21]</sup>对同为头足类的短蛸(*Octopus ocellatus*)的多个NADH脱氢酶亚基的序列对比结果,ND2基因具有较高的核苷酸多态性。

基于线粒体DNA序列的遗传分析可以得到茎柔鱼群体基本的遗传多样性和种群遗传结构信息。在本研究中,基于ND2基因序列测得的A+T含量(55.52%)显著高于C+G含量(44.48%),4种核苷酸组成呈现不均一分布,这与其他大洋性头足类,如阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*)的细胞色素氧化酶I(COI)和细胞色素b(Cyt b)基因<sup>[22]</sup>、柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)的COI和Cyt b基因<sup>[23]</sup>等的核苷酸组成特征一致。由遗传多样性分析的结果可知,基于ND2基因序列测得的 $H_d$ 较高,而 $P_i$ 较低,根据茎柔鱼种群动态分析的结果推断这可能是因为东南太平洋茎柔鱼群体在历史上存在迅速扩张的时期,单倍型多样性随着茎柔鱼数量的快速增加而增加,但核苷酸产生的变异没有足够的积累时间<sup>[24]</sup>,这种高 $H_d$ 低 $P_i$ 的特征常见于具有一定游泳能力的海洋生物<sup>[25-27]</sup>。

在茎柔鱼的系统进化关系研究中,基于ND2基因的茎柔鱼个体NJ进化树和MJ单倍型网络图的结果呈现一致性,较小分支中的个体(M42、M15、M31、M12、S24、L7)分属单倍型H17、H23、H15和H5,来自不同表型的茎柔鱼样本在单倍型网络图中相互交织,未出现独立的进化分支。同时,在MJ单倍型网络图中,以核心单倍型H3和H1为中心,其他单倍型呈放射状分布,呈现较为典型的星状图谱,这与刘连为等<sup>[10]</sup>基于COI基因的秘鲁外海茎柔鱼的单倍型网络图分析结果相吻合(亦呈现有2个核心单倍型构成的星状图谱)。

茎柔鱼是高度洄游的大洋性头足类,游泳能力强,受到东南太平洋复杂的洋流系统影响,在东南太平洋有着广阔的洄游范围和复杂的洄游路径<sup>[28]</sup>。同时,由于洋流周期性循环,使得东南太平洋的茎柔鱼在秘鲁沿岸形成了较为集中的产卵场<sup>[29]</sup>,有助于不同表型群的茎柔鱼间频繁的基因交流( $N_m > 1$ ),最终使得茎柔鱼不同表型群在遗传上未出现分化( $F_{st} < 0.05$ ,  $P > 0.05$ )。与现有的研究结果对比,刘连为等<sup>[10]</sup>利用线粒体DNA与微卫星2个分子标记对秘鲁外海茎柔鱼大型群与小型群的遗传变异进行研究,认为2个群体不存在显著的遗传分化;Sanchez等<sup>[9]</sup>基于ND2序列和微卫星标记的秘鲁寒流系统中茎柔鱼大小两群体间遗传分析也得出了相同的结论。生物体表型特征一般由自身的遗传信息决定,并转录表达,但也存在同种基因型对不同环

境因素产生响应,Tafur等<sup>[30]</sup>研究表明,实际上可能不存在这3类性成熟长度,这可能是对环境变化和食物供应的一种响应,而Arkhipkin等<sup>[31]</sup>则认为茎柔鱼早期生活史(3—6月)所经历的水温条件最终决定了其年龄和胴长,结合本研究结果,遗传变异导致的茎柔鱼表型性状差异可能性较小。考虑到生物体可能通过对环境因子的响应调控基因的转录而产生不同的表型特征即表型可塑性,因此,不同表型群的茎柔鱼在性成熟胴长大小上存在的差异可能与不同的洄游路径和所处的栖息地条件有关。

## 4 结论

本研究利用线粒体ND2基因序列对东南太平洋不同表型的茎柔鱼群体遗传结构进行研究,以期为茎柔鱼渔业资源的评估和管理提供重要依据。研究表明不同海域大、中、小3种表型的茎柔鱼群体间不存在显著的遗传分化,建议将东南太平洋的茎柔鱼群体划为一个种群进行评估管理。同时,考虑到茎柔鱼不同表型产生的原因,综合考虑其生活史及其对应的栖息条件将有助于更加合理地保护与开发利用茎柔鱼资源。然而,线粒体标记本身相对于全基因组序列而言包含的遗传信息较少,且多态性水平较低,对准确反映茎柔鱼整体的遗传信息具有一定的局限性。其次,受到采样条件的限制,大表型群体的样本数量较少,因此,东南太平洋不同表型茎柔鱼群体间的遗传关系仍存在不确定性,需要在提高样本数量的同时,利用单核苷酸多态性(Single nucleotide polymorphism, SNP)标记等基因组覆盖面更广的分子标记对其群体遗传结构进行对比研究。

## 参考文献:

- [1] TAIPE A, YAMASHIRO C, MARIATEGUI L, et al. Distribution and concentrations of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) off the Peruvian coast between 1991 and 1999[J]. Fish Res, 2001, 54(1): 21-32.
- [2] 陈新军,刘必林,王尧耕.世界头足类[M].北京:海洋出版社,2009:312-313.
- [3] NIGMATULLIN C M, NESIS K N, ARKHIPKIN A I. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae)[J]. Fish Res, 2001, 54(1): 9-19.
- [4] FAO. Global Production Statistics 1950-2018[DB/OL]. [2018-10-18]. <http://www.fao.org/fishery/statistics/global-production/query/zh>.
- [5] NIGMATULLIN C M, MARKAIDA U. Oocyte development, fecundity and spawning strategy of large sized jumbo squid *Dosidicus gigas* (Oegopsida: Ommastrephinae)[J]. J Mar Biol Assoc UK, 2009, 89(4): 789-801.
- [6] ARGÜELLES J, TAFUR R. New insights on the biology of the

- jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Northern Humboldt Current System: size at maturity, somatic and reproductive investment[J]. Fish Res, 2010, 106(2): 185-192.
- [7] 陈新军, 陆化杰, 刘必林, 等. 大洋性柔鱼类资源开发现状及可持续利用的科学问题 [J]. 上海海洋大学学报, 2012, 21(5): 197-206.
- [8] 刁乐, 宋炜, 蒋科技, 等. 基于线粒体 *CO I* 基因序列的东南太平洋茎柔鱼群体遗传结构分析 [J]. 海洋渔业, 2020, 43(3): 266-276.
- [9] SANCHEZ G, KAWAI K, YAMASHIRO C, et al. Patterns of mitochondrial and microsatellite DNA markers describe historical and contemporary dynamics of the Humboldt squid *Dosidicus gigas* in the Eastern Pacific Ocean[J]. Rev Fish Biol Fish, 2020, 30(3): 519-533.
- [10] 刘连为, 陈新军, 许强华, 等. 秘鲁外海茎柔鱼大型群与小型群的遗传变异分析 [J]. 海洋渔业, 2014, 36(3): 216-223.
- [11] 萨姆布鲁克 J, 拉塞尔 D W. 分子克隆实验指南 (上册)[M]. 4 版. 北京: 科学出版社, 2002: 2-42.
- [12] KUMAR S, STECHER G, TAMURA K. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets[J]. Mol Biol Evol, 2016, 33(7): 1870-1874.
- [13] ROZAS J, SÁNCHEZ-DELBARRIO J C, LIBRADO P, et al. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analyses of large datasets[J]. Mol Biol Evol, 2017, 34(12): 3299-3302.
- [14] ROGERS A R, HARPENDING H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences[J]. Mol Biol Evol, 1992, 9(3): 552-569.
- [15] EXCOFFIER L, LISCHER H E L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows[J]. Mol Ecol Resour, 2010, 10(3): 564-567.
- [16] TAJIMA F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism[J]. Genetics, 1989, 123(3): 585-595.
- [17] FU Y X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection[J]. Genetics, 1997, 147(2): 915-925.
- [18] EXCOFFIER L. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model[J]. Mol Ecol, 2004, 13(4): 853-864.
- [19] RAY N, CURRAT M, EXCOFFIER L. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations[J]. Mol Biol Evol, 2003, 20(1): 76-86.
- [20] MEIKLEJOHN C D, MONTOOTH K L, RAND D M. Positive and negative selection on the mitochondrial genome[J]. Trends Genet, 2007, 23(6): 259-263.
- [21] 陈唯. 中国沿海短蛸 (*Octopus ocellatus*) 谱系地理格局与适应性分化研究 [D]. 舟山: 浙江海洋大学, 2018: 38-41.
- [22] 刘连为, 陈新军, 许强华, 等. 基于线粒体 DNA 标记的阿根廷滑柔鱼 2 个产卵群体遗传变异分析 [J]. 海洋渔业, 2014, 36(1): 16-23.
- [23] 刘连为, 许强华, 陈新军. 基于线粒体 *CO I* 和 *Cyt b* 基因序列的北太平洋柔鱼种群遗传结构研究 [J]. 水产学报, 2012, 36(11): 1675-1684.
- [24] LI Y, LIU C, LIN L, et al. Pleistocene isolation caused by sea-level fluctuations shaped genetic characterization of *Pampus minor* over a large-scale geographical distribution[J]. ZooKeys, 2020, 969: 137-154.
- [25] 薛丹, 章群, 邵星辰, 等. 基于线粒体控制区的粤闽三线矶鲈地理群体的遗传变异分析 [J]. 海洋渔业, 2014, 36(6): 496-502.
- [26] 曹洋铭, 王丛丛, 徐豪, 等. 基于线粒体基因标记的中西太平洋鲣群体遗传学分析 [J]. 海洋渔业, 2020, 42(5): 542-551.
- [27] 李敏, 黄梓荣, 许友伟, 等. 基于线粒体 *cytb* 序列的花斑蛇鲭种群遗传结构研究 [J]. 南方水产科学, 2019, 15(6): 43-50.
- [28] LIU B L, CAO J, TRUESDELL S B, et al. Reconstructing cephalopod migration with statolith elemental signatures: a case study using *Dosidicus gigas*[J]. Fish Sci, 2016, 82(3): 425-433.
- [29] TAFUR R, VILLEGAS P, RABÍ M, et al. Dynamics of maturation, seasonality of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Peruvian waters[J]. Fish Res, 2001, 54(1): 33-50.
- [30] TAFUR R, KEYL F, ARGELLES J. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in relation to environmental variability of the northern Humboldt Current System[J]. Mar Ecol Progr Ser, 2010, 400: 127-141.
- [31] ARKHIPKIN A, ARGÜELLES J, SHCHERBICH Z, et al. Ambient temperature influences adult size and life span in jumbo squid (*Dosidicus gigas*)[J]. Can J Fish Aquat Sci, 2014, 72(3): 1-10.