

文章编号: 1674 - 5566(2014)02 - 0258 - 07

头足类分子系统地理学研究进展

刘连为¹, 陈新军^{1,2,3}

(1. 上海海洋大学 海洋科学学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306; 3. 上海海洋大学 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306)

摘要: 头足类是重要的经济海生动物, 不仅为人类提供了优质的动物蛋白, 而且在海洋生态系统中扮演着重要的角色。头足类广泛分布在三大洋和极地海域, 分布范围广, 种类繁多, 从分子水平上探讨其空间分布格局及进化历史具有重要的意义。介绍了分子系统地理学的发展史, 并阐述了分子系统地理学研究的理论基础和实践基础。回顾了头足类分子系统地理学的研究进展, 主要对头足类种群遗传结构、系统地理格局及其影响因素进行概括, 并从系统进化的角度探讨头足类的分布格局, 最后提出存在的问题并进行展望与分析。

研究亮点: 分子系统地理学为国际上十分活跃的研究领域, 该研究在动植物中迅速开展。头足类资源丰富、分布广泛, 具有悠久的进化历史, 是分子系统地理学良好的研究对象。本文概括了头足类 3 种常见的系统地理格局, 并对其形成机制进行探讨, 从而阐释头足类进化历史。

关键词: 头足类; 分子系统地理学; 系统地理格局; 分子钟理论; 溯祖理论; 分子遗传标记

中图分类号: S 932. 8

文献标志码: A

生物地理学 (biogeography) 是关于生物在时间和空间上的分布格局及其成因的一门学科^[1], 其中, 扩散与隔离是生物地理学领域的关键问题之一, 也是解释生物分布格局成因的重要假说^[2]。随着分子生物学的发展并与生物地理学相结合, 分子系统地理学 (molecular phylogeography) 便应运而生, 它采用分子生物学技术重建种内和种间的系统发育关系, 探讨种群及近缘生物类群的系统地理格局 (phylogeographic pattern) 形成机制, 从而阐释其进化历史^[3]。近年来, 有关分子系统地理学的研究取得较快的进展, 已成为国际上研究的热点领域。如青藏高原的隆起对该区域生物多样性的塑造与种群进化历史的推测产生重要影响, 为隔离假说的应用提供前提条件^[4-5]; 而全球大尺度的气候变化则对生物的栖息地环境产生重要影响, 使得生物向适宜的栖息地扩散, 形成当前的分布格局^[6-7]。分子系统地理学的研究对象也逐渐由单一物种扩

大为区域性近缘生物类群, 这有利于近缘生物类群系统演化的推测^[8-9]。因此, 本文首先对分子系统地理学的发展史进行简单介绍, 然后对该领域在头足类中的应用进行总结, 最后提出存在的问题以及今后研究的方向。

1 分子系统地理学的建立与发展

任何新兴学科的建立都离不开理论知识的不断积累以及理论体系的形成, 分子系统地理学是在分子生物学兴起与发展下形成的一门交叉学科。在 DNA 分子时代之前, 分子多态性主要以蛋白质电泳图谱中等位基因频率形式表现, 多态性水平较低。随着 DNA 分子双螺旋结构的发现以及 DNA 检测技术的发展, DNA 分子上单个碱基的突变即可被检测到, 使得个体间及群体间分子多态性大大增加。同时, 基因突变也是生物进化的基础, 它为生物能够适应周围环境的变化提供一种手段。20 世纪 60 年代晚期,

收稿日期: 2013-09-09 修回日期: 2013-10-23

基金项目: 国家自然科学基金(41276156); 上海市科学技术委员会重大项目(12231203900); 国家发改委产业化专项(2159999)

作者简介: 刘连为(1983—), 男, 博士研究生, 研究方向为群体遗传学。E-mail: liulianwei@163.com

通信作者: 陈新军, E-mail: xjchen@shou.edu.cn

KIMURA^[10]提出分子进化的中性学说(neutral theory of molecular evolution),该学说认为,生物在进化过程中确立的突变从适合度的观点看是中性的。这个理论具有重要意义,它意味着我们可以从DNA分子结构上的变化来估计进化过程中涉及时期的方法,并因此为种系发生设置一个时间尺度^[11]。这些理论研究为分子钟理论(molecular clock theory)的提出奠定了基础。

1975年,WATTERSON^[11]描述了基因谱系的基本特征,标志着现代溯祖理论(coalescent theory)的诞生。该理论在本质上为利用当前一个样本不同等位基因构建的基因树从而及时地追溯到祖先样本经历的历史事件。目前,溯祖理论被一致认为是群体样本各种分子数据分析的基础,而利用分子数据重建系统发育树以描述种间、群体间乃至个体间的谱系关系是分子系统地理学的核心内容^[12]。重建系统发育树的方法可分为两类,一类是基于遗传距离的算术聚类方法,主要包括邻接法(neighbor joining, NJ)和不加权算数平均对组法(unweighted pair group method with arithmetic mean, UPGMA);一类是基于性状的最优搜索方法,主要包括最大简约法(maximum parsimony, MP)、最大似然法(maximum likelihood, ML)和贝叶斯法^[13]。

分子遗传标记的发展为分子系统地理学的建立与发展提供了实践基础。线粒体DNA(mtDNA)标记由于能够检测出群体间及群体内较高水平的遗传变异,并且能够进一步阐明影响种群结构(如繁殖策略)、群体历史动态及遗传多样性水平的因素而广泛应用于分子系统地理学研究中^[14]。早期主要是应用mtDNA限制性酶切技术,通过对限制性片断长度多态性的比较分析,探讨近缘生物类群种间及种内不同种群的系统发育关系^[15]。20世纪90年代以来,随着PCR扩增技术及DNA测序技术的发展,mtDNA序列分析方法在分子系统地理学领域得以广泛应用^[16]。微卫星DNA(SSR)标记具有高度多态性,虽然在阐述种群进化历程方面有所欠缺,但在群体遗传多样性及种群遗传结构等研究中具有优越性,常与mtDNA标记结合研究物种系统地理格局^[17]。随着理论基础不断完善以及分子遗传标记的快速发展,分子系统地理学将具有更加广泛的应用前景。

2 头足类分子系统地理学的研究进展

头足类大概起源于5.3亿年前,在4.16亿年前分化为鸚鵡螺亚纲(Nautiloidea)和鞘亚纲(Coleoidea)^[18]。它广泛分布于世界各大洋和各海域(波罗的海和黑海除外),极少数种类能够在河口低盐度水域生活。全球头足类的分布呈不对称分布,例如美洲海域无乌贼科(Sepiidae)分布,各大洋东部海域生活的种类明显比西部少;某些种类全球均有分布或在环热带、亚热带、温带等海域分布,而有些种类仅限于某一特定海域,如低温海域^[19]。因此,全面开展头足类分子系统地理学研究将有助于促进对头足类物种分布格局及其形成机制的理解。

2.1 头足类种群遗传结构与系统地理格局

2.1.1 头足类种群遗传结构

群体的遗传变异在时间和空间上的分布情况即种群遗传结构(population genetic structure),准确确定种群遗传结构是判定头足类系统地理格局的基础。根据头足类群体遗传变异的研究结果,头足类种群遗传结构模式可归纳为3类:

(1)物种在其分布范围内由于存在物理、环境、行为学上的障碍被分割为若干个独立的群体,各群体间缺乏基因交流,从而形成显著的遗传结构。茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)广泛分布于东太平洋(125°W以东)加利福尼亚(37°~40°N)至智利(45°~47°S)海域^[20],国内外学者对其种群遗传结构进行了研究,认为茎柔鱼大致以赤道为界分为南、北两个显著分化的群体^[21-22]。

(2)物种在其分布范围内存在显著的遗传分化但没有形成完全的隔离,各地理群体间存在有限的基因交流。这种遗传结构通常符合“距离隔离”(isolation by distance)模式^[23]。WOLFRAM等^[24]对英吉利海峡与比斯开湾的乌贼(*Sepia officinalis*)群体遗传变异进行研究,检测到群体间存在较低水平但有显著的遗传差异,两个群体在繁殖策略及海洋环境因素共同作用下进行一定程度的基因交流。我国沿海长蛸(*Octopus variabilis*)与短蛸(*Octopus ocellatus*)的种群遗传结构也属于此种模式^[25-26]。

(3)物种在其分布范围内不同地理群体间的个体可以随机交配,充分发生基因交流,被视作单一随机交配群体(single panmictic unit)。头

足类通常在非常广阔分布范围内表现出很低的遗传分化。一方面,海洋环境缺乏显著的实物障碍,不能有效地阻止群体间进行广泛的基因交流,而全球普遍存在的环流系统也促进头足类卵、营浮游生活的幼体的扩散^[27]。另一方面,某些头足类,特别是大洋性种类具有较强的游泳能力及长距离的洄游生活史,不同地理群体在生殖洄游过程中可能发生基因交流^[28]。闫杰等^[29]对西南大西洋阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*)的遗传多样性进行微卫星分析,遗传分化系数(F_{st} statistics, F_{st})分析显示群体无明显的遗传分化,阿根廷滑柔鱼产卵洄游及幼体孵化过程与巴西海流和福克兰海流彼此交汇息息相关。

2.1.2 头足类系统地理格局

AVISE 等^[30]通过大量的分子系统地理学研究总结出 5 种种群系统地理格局,现对头足类常见的 3 种系统地理格局作阐述:

(1) 系统发育上具有较大分化的类群,在空间上是异域分布的。长期的地理隔离导致不同地理群体间基因交流中断以及那些群体间基因交流弱的广布种的中间过渡类型逐渐消失均可形成这种系统地理格局。AOKI 等^[31]对日本及中国东部和南部海域的莱氏拟乌贼(*Sepioteuthis lessoniana*) mtDNA 非编码区核苷酸序列进行比较分析,核苷酸多样性与单倍型差异结果显示:莱氏拟乌贼日本海域群体具有较低的遗传多样性,但它与中国东部和南部海域群体的遗传差异显著,单倍型最小跨度树与 UPGMA 系统树均存在与地理分支相对应的 2 个类群。

(2) 系统发育上具有较大分化的类群,在空间上是同域分布的。该系统地理格局主要是由于历史上异域分化的类群再次混合形成。虽然混合后生活在同一区域,但是由于长期的基因交流中断,导致了群体间的生殖隔离。DILLANE 等^[32]研究分布在东大西洋与地中海的短柔鱼(*Todaropsis eblanae*)系统地理格局时,检测到东大西洋短柔鱼 3 个地理群体间存在显著的遗传分化,因此在渔业管理上建议将东大西洋短柔鱼至少划分为 3 个管理单元进行开发利用。作者认为由于更新世气候变化,东大西洋短柔鱼可能在冰期避难所的隔离下形成分化,冰间期在其分布范围内重新殖化从而形成现在的地理分布格局。

(3) 系统发育上连续的类群,在空间上的分布也是连续的。通常在单一随机交配群体中出现这类系统地理格局,群体间遗传差异不显著,基因谱系结构简单。分布于日本沿海的 6 个长枪乌贼(*Loligo bleekeri*)群体具有较低的遗传多样性,各地理群体间的单倍型频率分布差异不显著,不存在显著的遗传分化^[33]。

2.2 影响头足类系统地理格局的因素

头足类是软体动物门中最古老且高等的种类,在长期的进化过程中形成了以上 3 种主要的系统地理格局。头足类系统地理格局是由古气候、古地质、当前的海洋环境条件及自身的生活史特征共同塑造的。

2.2.1 古气候

始新世向渐新世过渡时期,大西洋西部边缘赤道地区海表温的降低使得分布于加勒比海的乌贼目(*Sepiida*)种类灭绝^[34]。在过去的三百万年里全球气候发生巨大波动,引起了近期主要的冰期事件,不可避免地对北极、温带、热带区域的物种分布格局产生巨大影响^[35]。当前的种群遗传结构主要是在第四纪冰期形成的,在过去的 80 万年里,海平面高度以约 10 万年为周期发生最大为 120 ~ 140 m 的升降。第四纪剧烈的气候波动和频繁的冰期循环导致许多物种在分布范围内经历了明显的收缩和扩张^[36]。浅海头足类在更新世可能经历过局部灭绝事件或者从其主要栖息地被迫南移,只在冰期避难所有所残留,在冰间期随着海平面的上升,残存个体由避难所扩张重新进行殖化^[37]。

2.2.2 古地质

南北美洲及加勒比板块的聚合以及中美洲地峡的隆起(约 500 万年前)限制了大西洋与太平洋之间的海水交换,使得大西洋西部边缘海域营养盐含量下降,很多动物要么不断进化适应新环境要么灭绝^[38]。巴拿马海道的最终闭合可追溯到 190 万年前,这导致了八腕目(*Octopoda*)种类地理隔离的形成,并且在大西洋西部边缘热带海域呈异域分布状态^[39]。在大西洋东部边缘海域,浅海头足类经历的主要历史冲击事件为地中海在墨西拿期(约 550 万年前)收缩为一个隔离的盐湖,导致狭盐性种类灭绝与本地种出现,使得头足类的遗传多样性大大降低^[40]。

2.2.3 当前的海洋环境条件

海洋环境因子包括不同海域的地理特征(岛屿、盆地等)、海洋学特征(海流、海水温度、盐度、海洋锋面等)等理化因子,它们的存在有利于或阻碍群体间发生基因交流,从而形成特有的遗传结构^[16]。北太平洋黑潮的存在使得分布于日本海域与中国东部和南部海域的莱氏拟乌贼群体间的基因交流受到限制,从而导致群体间存在显著的遗传变异^[31]。而短柔鱼东大西洋群体与地中海群体间存在显著的遗传分化,可能由于直布罗陀海峡与地中海西部的海洋锋面作为物理屏障限制了群体的扩散^[32]。

2.2.4 自身的生活史特征

不同的生活史特征如卵的类型、幼体与成体运动能力、幼体浮游期的长短等可能会影响头足类的扩散能力,而不同的繁殖策略则有可能影响群体间发生基因交流^[23]。分布于英吉利海峡的乌贼生命周期为2年,而分布于比斯开湾的乌贼部分个体生长较快,一年生,二者经过越冬洄游后产卵时间相差仅几周,在沿岸海域产卵时进行一定程度的基因交流^[24]。物种不同的进化历史影响着遗传变异的积累以及显著遗传分化的形成,分布于东大西洋与地中海的种类是否具有显著的遗传异质性从而形成显著的谱系结构,与它们在地中海殖化时间的长短有关,当遗传变异积累到一定程度时就有可能形成显著的遗传分化^[41]。很多研究都表明物种当前的系统地理格局并不是由某单一因素决定的,而是由多个因素共同作用的结果。DOUBLEDAY等^[42]对东南澳大利亚(南澳大利亚、东北塔斯马尼亚、西南塔斯马尼亚、伊格尔霍克内克湾)和新西兰海域的毛利蛸(*Octopus maorum*)种群遗传结构进行研究,结果表明,新西兰群体与东南澳大利亚各群体以及东北塔斯马尼亚群体与其它群体均存在显著的遗传分化。塔斯马尼亚岛与澳大利亚大陆之间可能在历史事件过程中形成陆桥从而阻止东北塔斯马尼亚群体与南澳大利亚群体进行基因交流。而西南塔斯马尼亚、伊格尔霍克内克湾群体与相距约1 500 km的南澳大利亚群体间遗传差异均不显著,它们可能来源于同一群体,即南澳大利亚毛利蛸幼体在海流的作用下到达南塔斯马尼亚岛。

2.3 系统演化关系—从系统进化的角度探讨头足类的分布格局

分子系统地理学融合了其它学科,特别是群体遗传学与系统发育生物学,将种内水平的微进化与种上水平的大进化有机地结合起来^[43]。在分子系统发育水平上探讨物种的分类地位,为研究近缘生物类群分布格局的成因奠定了基础^[12]。柔鱼类分为柔鱼亚科(*Ommastrephinae*)、滑柔鱼亚科(*Illicinae*)与褶柔鱼亚科(*Todarodinae*),广泛分布于太平洋、印度洋与大西洋^[19]。NIGMATULLIN^[44]基于形态—功能及生态学观点认为柔鱼类的进化经历3个阶段:大陆坡/大陆架种类(滑柔鱼亚科)—大洋性浅海类(褶柔鱼亚科)—大洋性种类(柔鱼亚科)。WAKABAYASHI等^[45]利用mtDNA序列分析方法研究柔鱼类亲缘关系,重建的ML系统树支持了NIGMATULLIN的观点,但原先基于形态学特征被划为柔鱼亚科的乌柔鱼(*Ornithoteuthis volatilis*)与褶柔鱼亚科种类聚为一类。而且太平洋褶柔鱼(*Todarodes pacificus*)与双柔鱼属(*Nototodarus*)种类亲缘关系较近,却与同属的南极褶柔鱼(*Todarodes filippovae*)亲缘关系较远,作者认为有必要根据形态学关键特征重新评价柔鱼类的分类地位。这些结论有助于拓展对头足类分布格局的新认识。

此外,对分布广泛的头足类属内种进行分子系统研究可检测物种的分类地位并揭示出隐种(cryptic species)的存在^[46]。中国枪乌贼(*Uroteuthis chinensis*)与剑尖枪乌贼(*Uroteuthis edulis*)分布广泛,在2个种的分布区存在多个该属隐种。SIN等^[47]对二者的形态学与遗传学差异进行研究,结果显示二者具有显著的差异,而原先被认为是中国枪乌贼同种异名的*Uroteuthis etheridgei*被确定为隐种。隐种的发现增加了局部地区的物种多样性,有助于加深对进化理论、生物地理学与保护规划方面的理解^[48]。

3 存在的问题及展望

分子系统地理学由于能够重建种内和种上水平的系统发育关系进而阐释物种进化历史而得以广泛应用,但也存在一定的缺陷。首先,利用分子钟理论来估算物种进化事件的时间与地质事件的发生并不总是同步。分子钟理论认为不

同物种及各世代间的进化速率在时间上是恒定的,个体间分子差异应该和它们从一个共同祖先进化以来过去的时间总量成正比。而通过对蛋白质和核酸结构的深入研究,那些编码对细胞的功能性较低的蛋白质的基因较易积累碱基替代,这些碱基替代的积累导致 DNA 不同部分以不同的速率进化从而影响物种进化时间的估算^[1]。其次,作为分子系统地理学重要理论基础的溯祖理论在应用时主要采用 mtDNA 标记,mtDNA 不发生重组,DNA 多态性以单倍型形式表现。但是 mtDNA 仅代表一个单一位点,遗传信息较核基因组非常有限。尽管核基因存在进化速率慢及重组问题,但由于它具有多位点、遗传信息丰富等优点,可作为溯祖理论进一步应用的可选分子标记^[49]。此外,溯祖理论对数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)缺乏进化分析,很多数量性状的进化遵循自然选择(nature selection)学说^[50]。

综上所述,今后头足类分子系统地理学研究应主要集中在以下几个方面:(1) 采用互不连锁的多个核基因位点构建基因谱系结构,寻求不同位点间一致性的基因谱系模式;(2) 不断发展和完善溯祖理论,从而对那些在某种程度上属于遗传控制的性状进行进化分析;(3) 开展区域性生物类群间比较分子系统地理学研究。区域性生物类群由于经历共同的历史进化过程可能具有相同的系统地理格局,而不一致的基因谱系模式则可能由于生物类群间不同的生活史特征及外部环境条件造成。

参考文献:

- [1] COX C B, MOORE P D. Biogeography: an ecological and evolutionary approach [M]. 7th ed. Oxford: Blackwell Publishing, 2005: 1-360.
- [2] 黄晓磊, 乔格侠. 生物地理学的新认识及其方法在多样性保护中的应用[J]. 动物分类学报, 2010, 35(1): 158-164.
- [3] AVISE J C. Phylogeography: retrospect and prospect[J]. Journal of Biogeography, 2009, 36(1): 3-15.
- [4] ZOU J B, PENG X L, LI L, et al. Molecular phylogeography and evolutionary history of *Picea likiangensis* in the Qinghai-Tibetan Plateau inferred from mitochondrial and chloroplast DNA sequence variation [J]. Journal of Systematics and Evolution, 2012, 50(4): 341-350.
- [5] GUO P, LIU Q, LI C, et al. Molecular phylogeography of Jerdon's pitviper (*Protobothrops jerdonii*): importance of the uplift of the Tibetan plateau [J]. Journal of Biogeography, 2011, 38(12): 2326-2336.
- [6] QIU Y X, SUN Y, ZHANG X P, et al. Molecular phylogeography of East Asian *Kirengeshoma* (Hydrangeaceae) in relation to Quaternary climate change and landbridge configurations [J]. New Phytologist, 2009, 183(2): 480-495.
- [7] NAKAMURA K, DENDA T, KOKUBUGATA G, et al. Molecular phylogeography reveals an antitropical distribution and local diversification of *Solenogyne* (Asteraceae) in the Ryukyu Archipelago of Japan and Australia [J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2012, 105(1): 197-217.
- [8] MASUDA R, KUROSE N, WATANABE S, et al. Molecular phylogeography of the Japanese weasel, *Mustela itatsi* (Carnivora: Mustelidae), endemic to the Japanese islands, revealed by mitochondrial DNA analysis [J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2012, 107(2): 307-321.
- [9] LORIA S F, ZIGLER K S, LEWIS J J. Molecular phylogeography of the troglomorphic millipede *Tetracion* Hoffman, 1956 (Diplopoda, Callipodida, Abacionidae) [J]. International Journal of Myriapodology, 2011, 5: 35-48.
- [10] KIMURA M. Evolutionary rate at the molecular level [J]. Nature, 1968, 217(5129): 624-626.
- [11] WATTERSON G A. On the number of segregating sites in genetical models without recombination [J]. Theoretical Population Biology, 1975, 7(2): 256-276.
- [12] 董路, 张雁云. 鸟类分子系统地理学研究进展 [J]. 生态学报, 2011, 31(14): 4082-4093.
- [13] YANG Z H. Computational Molecular Evolution [M]. Oxford: Oxford University Press, 2006: 1-374.
- [14] BRUTTO S L, ARCULEO M, GRANT W S. Climate change and population genetic structure of marine species [J]. Chemistry and Ecology, 2011, 27(2): 107-119.
- [15] AVISE J C, LANSMAN R A, SHADE R O. The use of restriction endonucleases to measure mitochondrial DNA sequence relatedness in natural populations. I. Population structure and evolution in the genus *Peromyscus* [J]. Genetics, 1979, 92(1): 279-295.
- [16] BOWEN B W, GRANT W S. Phylogeography of the sardines (*Sardinops* spp.): assessing biogeographic models and population histories in temperate upwelling zones [J]. Evolution, 1997, 51(5): 1601-1610.
- [17] 刘名. 太平洋鲜和大头鲐的群体遗传学研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2010: 1-182.
- [18] KRÖGER B, VINTHER J, FUCHS D. Cephalopod origin and evolution: A congruent picture emerging from fossils, development and molecules: Extant cephalopods are younger than previously realised and were under major selection to become agile, shell-less predators [J]. Bioessays: news and reviews in molecular, cellular and developmental biology, 2011, 33(8): 602-613.
- [19] 陈新军, 刘必林, 王尧耕. 世界头足类 [M]. 北京: 海洋出版社, 2009: 69-335.

- [20] 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): 831-840.
- [21] SANDOVAL-CASTELLANOS E, URIBE-ALCOCER M, DÍAZ-JAIMES P. Population genetic structure of the Humboldt squid (*Dosidicus gigas* d'Orbigny, 1835) inferred by mitochondrial DNA analysis [J]. *Experimental Marine Biology and Ecology*, 2010, 385(1/2): 73-78.
- [22] 闫杰, 许强华, 陈新军, 等. 东太平洋公海茎柔鱼种群遗传结构初步研究[J]. 水产学报, 2011, 35(11): 1617-1623.
- [23] 宋娜. 西北太平洋两种海洋鱼类的分子系统地理学研究及分子标记在褐牙鲷增殖放流中的应用[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2011: 23-52.
- [24] WOLFRAM K, MARK F C, JOHN U, et al. Microsatellite DNA variation indicates low levels of genetic differentiation among cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) populations in the English Channel and the Bay of Biscay [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 2006, 1(3): 375-383.
- [25] 常抗美, 李焕, 吕振明, 等. 中国沿海 7 个长蛸 (*Octopus variabilis*) 群体 COI 基因的遗传变异研究[J]. 海洋与湖泊, 2010, 41(3): 307-314.
- [26] 吕振明, 李焕, 吴常文, 等. 中国沿海六个地理群体短蛸的遗传变异研究[J]. 海洋学报, 2010, 32(1): 130-138.
- [27] 刘连为, 许强华, 陈新军. 基于线粒体 COI 和 Cytb 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.
- [28] 刘连为, 陈新军, 许强华, 等. 阿根廷滑柔鱼 2 个产卵群体遗传变异的微卫星分析[J]. 海洋渔业, 2013, 35(2): 125-130.
- [29] 闫杰, 许强华, 陈新军. 西南大西洋阿根廷滑柔鱼遗传多样性的微卫星分析[J]. 海洋渔业, 2013, 35(1): 8-14.
- [30] AVISE J C, ARNOLD J, MARTIN BALL R, et al. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1987, 18(1): 489-522.
- [31] AOKI M, IMAI H, NARUSE T, et al. Low genetic diversity of oval squid, *Sepioteuthis* cf. *lessoniana* (Cephalopoda: Loliginidae), in Japanese waters inferred from a mitochondrial DNA non-coding region[J]. *Pacific Science*, 2008, 62(3): 403-411.
- [32] DILLANE E, GALVIN P, COUGHLAN J, et al. Genetic variation in the lesser flying squid *Todaropsis eblanae* (Cephalopoda, Ommastrephidae) in east Atlantic and Mediterranean waters [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, 292: 225-232.
- [33] ITO K, YANAGIMOTO T, IWATA Y, et al. Genetic population structure of the spear squid *Loligo bleekeri* based on mitochondrial DNA [J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 2006, 72(5): 905-910.
- [34] EMILIANI C. Isotopic paleotemperatures [J]. *Science*, 1966, 154(3751): 851-857.
- [35] IMBRIE J, BOYLE E A, CLEMENS S C, et al. On the structure and origin of major glaciation cycles 1. Linear responses to Milankovitch forcing [J]. *Paleoceanography*, 1992, 7(6): 701-738.
- [36] HEWITT G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages [J]. *Nature*, 2000, 405(6789): 907-913.
- [37] RIGGS S R, SNYDER S W, HINE A C, et al. Hard bottom morphology and relationship to the geologic framework: mid-Atlantic continental shelf [J]. *Journal of Sediment Research*, 1996, 66(4): 830-846.
- [38] HAUG G H, TIEDEMANN R. Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation [J]. *Nature*, 1998, 393: 673-676.
- [39] VOIGHT J R. Trans - Panamanian geminate octopods (Mollusca: Octopoda) [J]. *Malacologia*, 1988, 29: 289-294.
- [40] TAVIANI M. The Mediterranean benthos from late Miocene up to present: ten million years of dramatic climatic and geologic vicissitudes [J]. *Biologia Marina Mediterranea*, 2002, 9: 445-463.
- [41] BAHRI - SFAR L, LEMAIRE C, HASSINE O K B, et al. Fragmentation of sea bass populations in the western and eastern Mediterranean as revealed by microsatellite polymorphism [J]. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological sciences*, 2000, 267(1446): 929-935.
- [42] DOUBLEDAY Z A, SEMMENS J M, SMOLENSKI A J, et al. Microsatellite DNA markers and morphometrics reveal a complex population structure in a merobenthic octopus species (*Octopus maorum*) in south-east Australia and New Zealand [J]. *Marine Biology*, 2009, 156(6): 1183-1192.
- [43] AVISE J C. The history and preview of phylogeography: a personal reflection [J]. *Molecular Ecology*, 1998, 7(4): 371-379.
- [44] NIGMATULLIN C M. Taxonomy and evolutionary, population and ecosystem aspects of ommastrephid squid biology: an overview [C]. Abstract of III International Symposium on Pacific Squids and II International Workshop of Squids, 2005: 3.
- [45] WAKABAYASHI T, SUZUKI N, SAKAI M, et al. Phylogenetic relationships among the family Ommastrephidae (Mollusca: Cephalopoda) inferred from two mitochondrial DNA gene sequences [J]. *Marine Genomics*, 2012, 7: 11-16.
- [46] ALLOCK A L, PIERTNEY S B. Evolutionary relationships of Southern Ocean Octopodidae (Cephalopoda: Octopoda) and a new diagnose of *Pareledone* [J]. *Marine Biology*, 2002, 140(1): 129-135.
- [47] SIN Y W, YAU C, CHU K H. Morphological and genetic

- differentiation of two loliginid squids, *Uroteuthis* (*Photololigo*) *chinensis* and *Uroteuthis* (*Photololigo*) *edulis* (Cephalopoda: Loliginidae), in Asia [J]. *Experimental Marine Biology and Ecology*, 2009, 369(1): 22–30.
- [48] BICKFORD D, LOHMAN D J L, SODHI N S, et al. Cryptic species as a window on diversity and conservation[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2007, 22(3): 148–155.
- [49] ANDERSON F E, NGELKE R, JARRETT K, et al. Phylogeny of the *Sepia pharaonis* species complex (cephalopoda: sepiida) based on analyses of mitochondrial and nuclear dna sequence data [J]. *Journal of Molluscan Studies*, 2011, 77(1): 65–75.
- [50] FU Y X, LI W H. Coalescing into the 21st Century: an overview and prospects of coalescent theory [J]. *Theoretical Population Biology*, 1999, 56(1): 1–10.

Research progress in molecular phylogeography of cephalopods

LIU Lian-wei¹, CHEN Xin-jun^{1,2,3}

(1. *College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China*; 2. *The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai Ocean University, Ministry of Education, Shanghai 201306, China*; 3. *National Distant-water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China*)

Abstract: Cephalopods are important economic marine animals not only because of high quality animal protein they supply for people, but also an vital role they play in the marine ecosystem. It is of important significance to explore their spatial distribution patterns and evolutionary history from the molecular level as cephalopods are distributed widely in three oceans and Polar seas with a great variety of species. This paper introduced the history of molecular phylogeography briefly, and illustrated its theoretical principle and practical basis. It reviewed the research progress in molecular phylogeography, and summarized population genetic structure of cephalopods and phylogeographic patterns as well as factors that influenced them. Distribution patterns of cephalopods were also discussed from the point of view of molecular phylogeny, and the existing shortage was put forward followed by with several prospects and analysis.

Key words: cephalopod; molecular phylogeography; phylogeographic pattern; molecular clock theory; coalescent theory; genetic markers