

基于*Cytb*基因的东印度洋鸢乌贼系统发育关系和种群遗传结构

许莎莎, 唐峰华, 任慧敏, 李治洪, 何利军

Phylogenetic relationship and population genetic structure of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Eastern Indian Ocean based on *Cytb* gene

XU Shasha, TANG Fenghua, REN Huimin, LI Zhihong, HE Lijun

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12024/jsou.20210303316>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

采用耳石研究印度洋西北海域鸢乌贼的年龄、生长和种群结构

Age, growth and population structure of squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in northwest Indian Ocean by statolith microstructure
大连海洋大学学报. 2009, 24(3): 206 <https://doi.org/10.11964/jfc.20160910527>

西北太平洋鸢乌贼种群遗传结构

Genetic structure of *Sthenoteuthis oualaniensis* population in the northwest Pacific Ocean
水产学报. 2017, 41(9): 1355 <https://doi.org/10.11964/jfc.20200712348>

性成熟和个体大小对西北印度洋鸢乌贼耳石形态的影响

Effects of sexual maturity and body size on statolith shape of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Northwest Indian Ocean
水产学报. 2021, 45(8): 1350 <https://doi.org/10.11964/jfc.20210702720>

基于*Cytb*基因的江苏省大银鱼种群遗传多样性和遗传结构分析

Genetic diversity and population structure of *Protosalanx hyalocranius* in Jiangsu Province based on *Cytb* gene sequences
上海海洋大学学报. 2021, 30(3): 416 <https://doi.org/10.16535/j.cnki.dlhyxb.2019.03.008>

基于线粒体*Cytb*基因的口虾蛄种群遗传结构研究

Population genetic structure of mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* based on the partial mitochondrial DNA cytochrome *b* gene
大连海洋大学学报. 2019, 34(3): 355 <https://doi.org/10.3724/SP.J.1118.2019.18193>

南海鸢乌贼的遗传差异: 种群分化还是种间分化

Genetic differentiation of the purpleback flying squid, *Sthenoteuthis oualaniensis*, in the South China Sea: population or species divergence
中国水产科学. 2019, 26(1): 133 <https://doi.org/10.3724/SP.J.1118.2019.18193>

文章编号: 1674-5566(2021)06-0970-11

DOI:10.12024/jsou.20210303316

基于 *Cytb* 基因的东印度洋鳶乌贼系统发育关系和种群遗传结构

许莎莎^{1,2}, 唐峰华³, 任慧敏^{1,2}, 李治洪^{2,4}, 何利军^{1,2}

(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 200062; 3. 中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海 200090; 4. 华东师范大学 地理科学学院, 上海 200241)

摘要: 通过测定东印度洋北部、赤道、南部 3 个鳶乌贼 (*Sthenoteuthis oualaniensis*) 群体的线粒体 DNA 细胞色素 *b* (*Cytb*) 基因序列, 分析了东印度洋鳶乌贼的系统发育关系。研究表明, 东印度洋鳶乌贼整体具有高单倍型多样性 ($h = 0.939$) 和高核苷酸多样性 ($\pi = 0.015$)。3 个鳶乌贼群体间的 F_{st} 值为 0.661, 群体间遗传分化水平很高, 具有明显的遗传分化现象, 可分为以东印度洋北部群体为主的谱系 1 (东印度洋北部谱系) 和主要由东印度洋赤道与南部群体组成的谱系 2 (东印度洋南部谱系), 且谱系 2 经历过群体扩张。东印度洋巨大的南北水文差异可能是鳶乌贼产生南北谱系分化的原因, 在东印度洋鳶乌贼资源的利用和管理方面应考虑南北谱系的差异和特点。

关键词: 鳶乌贼; *Cytb* 基因; 系统发育关系; 种群遗传结构

中图分类号: S 931.5 **文献标志码:** A

鳶乌贼 (*Sthenoteuthis oualaniensis*) 是一种大洋性柔鱼, 广泛分布在 $40^{\circ}\text{S} \sim 38^{\circ}\text{N}$ 的印度洋、太平洋赤道及副热带等海域^[1], 全球潜在资源量为 $8 \times 10^7 \sim 11 \times 10^7 \text{ t}$ ^[2]。在太平洋西部的中国南海和印度洋西北部海域, 鳶乌贼的资源量尤为丰富^[1], 其中南海每年可捕捞资源量为 $1.3 \times 10^6 \sim 2.0 \times 10^6 \text{ t}$ ^[3], 整个印度洋海域的潜在资源量超过 $2.0 \times 10^6 \text{ t}$ ^[4], 具有巨大的商业开发潜力。

鳶乌贼的种群结构相当复杂: NESIS^[5] 基于形态特征将分布在太平洋和印度洋海域的鳶乌贼分为大型群、中型单轴群、中型双轴群、小型群和微型群; 杨德康^[6] 按照产卵时间将印度洋也门沿岸拖网兼捕的鳶乌贼个体初步分为春生群、夏生群和秋生群; 江艳娥等^[7-8] 基于耳石形态特征和胴体背部发光器, 将南海鳶乌贼划分为 3 个类群, 即中型群、微型群和 X₃ 型群, 并对南海鳶乌贼中型群和微型群的渔业生物学特征进行比较研究; 刘连为等^[9] 利用线粒体 *Cytb* 基因研究了西北太平洋鳶乌贼种群遗传结构, 发现东海、南海、

菲律宾海等 3 个地理群体存在显著的遗传分化; 李敏等^[10] 利用线粒体 *ND2*、*CO I* 和 *16S rDNA* 基因标记对南海鳶乌贼进行了遗传结构分析, 发现中型群和微型群之间的遗传差异达到了种间分化的水平, 而季节群体与地理群体之间不存在遗传差异, 指出南海鳶乌贼季节群体与地理群体并非遗传学意义上的群体; STAAF 等^[11] 通过线粒体 *ND2* 基因标记对中东太平洋鳶乌贼进行了种群遗传结构研究, 发现了包括赤道分支 (Equatorial)、东太平洋典型分支 (Eastern typical)、中太平洋典型分支 (Central typical) 和太平洋典型分支 (Pacific typical) 在内的 4 个深度分歧且存在特定地理分布的遗传分支; 在种水平上, 任桂静等^[12] 通过使用 *16S rRNA* 和 *CO I* 基因序列对柔鱼亚科 (Ommastrephinae) 系统进化关系进行了探讨, 发现鳶乌贼是柔鱼亚科中分化较晚的种类。

总体而言, 鳶乌贼种群遗传结构研究未能在其分布范围内系统展开, 而是主要针对太平洋海

收稿日期: 2021-03-02 修回日期: 2021-03-31

基金项目: 国家重点研发计划 (2018YFD0900902, 2018YFD0900904); 中国科学院战略性先导科技专项 (XDB42030203); 上海市 2018 年度科技创新行动计划“一带一路”国际合作项目 (18230743200); 崇明生态研究院自由项目 (ECNU-IEC-201902)

作者简介: 许莎莎 (1996—), 女, 硕士研究生, 研究方向为分子生态学。E-mail: 1319635032@qq.com

通信作者: 何利军, E-mail: ljhe@sklec.ecnu.edu.cn

域,东印度洋海域鸮乌贼的种群遗传学研究较为缺乏。线粒体 DNA 细胞色素 *b* (*Cytb*) 基因由于进化速率适中,已在大洋性柔鱼类遗传学研究中取得广泛应用^[13]。因此,本研究通过 *Cytb* 基因对东印度洋鸮乌贼进行系统发育关系和种群遗传结构分析,以期填补鸮乌贼种群遗传学研究在东印度洋海域的空白,为鸮乌贼渔业资源的开发和利用提供相关的理论依据。

1 材料与方法

1.1 样本采集

实验所用鸮乌贼样本共 72 尾。东印度洋北部群体 (the northern population of the Eastern Indian Ocean, NEI) 采样海域为 $1^{\circ}\text{N} \sim 11^{\circ}\text{N}$ 和 $84.5^{\circ}\text{E} \sim 93^{\circ}\text{E}$;东印度洋赤道群体 (the equatorial population of the Eastern Indian Ocean, EEI) 采样海

域为 $80^{\circ}\text{E} \sim 91^{\circ}\text{E}$ 的赤道附近区域;东印度洋南部群体 (the southern population of the Eastern Indian Ocean, SEI) 采样海域为 $2.5^{\circ}\text{S} \sim 10^{\circ}\text{S}$ 和 $82^{\circ}\text{E} \sim 100^{\circ}\text{E}$ 。各群体样本采集数量、采样时间及具体采样位置详见表 1 和图 1。样本获取后,剪取尾鳍的肌肉组织,用 95% 的乙醇固定保存备用。

表 1 鸮乌贼样本采集信息

Tab. 1 Sampling information of *S. oualaniensis*

群体 Population	个体数 Number/尾	采样区域 Sampling area	采样时间 Sampling time
东印度洋北部 群体 NEI	24	$1^{\circ}\text{N} \sim 11^{\circ}\text{N}$, $84.5^{\circ}\text{E} \sim 93^{\circ}\text{E}$	2018 年 3—5 月、 2020 年 10—11 月
东印度洋赤道 群体 EEI	24	0° , $80^{\circ}\text{E} \sim 91^{\circ}\text{E}$	2018 年 4 月、 2020 年 10—11 月
东印度洋南部 群体 SEI	24	$2.5^{\circ}\text{S} \sim 10^{\circ}\text{S}$, $82^{\circ}\text{E} \sim 100^{\circ}\text{E}$	2018 年 4 月

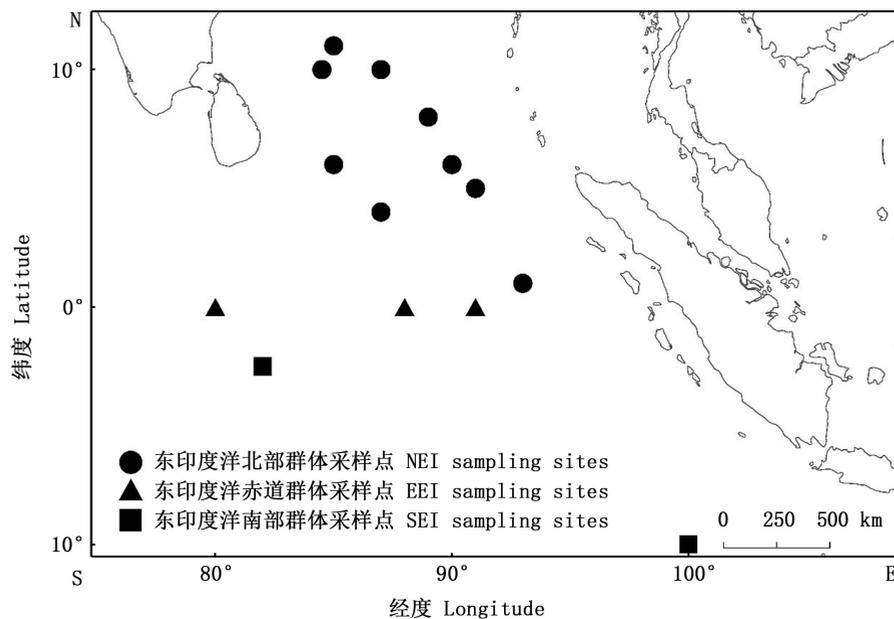


图 1 鸮乌贼样本采集区域

Fig. 1 Sampling area of *S. oualaniensis*

1.2 DNA 提取及 PCR 扩增实验

取鸮乌贼肌肉 100 mg,用苯酚-氯仿抽提法提取基因组 DNA,于 -20°C 冰箱冷冻保存备用。以 *CytbF*: GAACCTCGACAMCCACCAACATG、*CytbR*: GCTCTTGTAGATTTACCACCTGCTCC^[9] 为引物扩增鸮乌贼 *Cytb* 基因片段。PCR 反应体系总体积为 20 μL ,其中: $2 \times \text{Taq PCR Master Mix}$ (Blue) 10 μL ,上、下游引物 (10 $\mu\text{mol/L}$) 各 0.5

μL ,模板 DNA 1 μL ,加灭菌去离子水补至 20 μL 。PCR 反应条件: 94°C 预变性 2 min,然后进行 35 个循环,每个循环包括 94°C 变性 15 s, 64°C 退火 15 s, 72°C 延伸 30 s。取 5 μL PCR 扩增产物用 1% 琼脂糖凝胶电泳,并在凝胶成像系统观察扩增片段。选取单一条带扩增产物送上海美吉生物科技有限公司双向测序,测序引物与 PCR 扩增引物相同。

1.3 数据分析

测序获取的序列使用 SeqMan 软件拼接,并辅以人工校对,排序在 Clustal X 1.83 软件^[14]中进行。整理好的 DNA 序列使用 DnaSP 5.10 软件^[15]统计多态位点数(s)、单倍型数(N_h)、单倍型多样性(h)、核苷酸多样性(π)和平均核苷酸差异数(k)等信息,并利用 MEGA X^[16]软件中的 Models 功能计算碱基组成。以太平洋褶柔鱼(*Todarodes pacificus*)为外群从 GenBank 数据库获取其 *Cytb* 基因序列(序列号 AB240153、AB158364),与本研究样本序列整合用于系统发育分析。利用 MEGA X 软件,采用 K2P 模型^[17](Kimura 2-parameter model)构建最大似然系统发育树(maximum likelihood tree, ML),各节点的支持率采用 Bootstrap 方法估计(重复取样次数 1 000,各节点支持率小于 50% 的省略),并以 K2P 模型计算群体内、群体间的遗传距离,同时利用 Network 软件绘制单倍型网络图来体现不同单倍型之间的连接关系。利用 Arlequin 3.01 软件计算不同群体间遗传分化指数 F_{st} (F-statistics)及其显著性,并进行 Fu's F_s ^[18]和 Tajima's D ^[19]等中性检验,检验群体分子水平上的中性进化假说,结合 DnaSP 5.10 软件进行核苷酸歧点分布分析,共同分析群体历史动态。在 Arlequin 3.01 软件中进行分子方差分析(analysis of molecular variance, AMOVA)^[20]评估群体的空间遗传结构以及检测群体间和群体内的遗传变异情况。

2 结果

2.1 遗传多样性

对测序所得序列进行软件拼接、人工校对、排序后,最终得到 828 bp 的鸢乌贼 *Cytb* 基因序列。检测到 68 个多态位点,占总序列的 8.2%,其中,简约信息位点 36 个,单一多态位点 32 个,未检测到碱基的插入缺失,平均核苷酸差异数为 12.231。*Cytb* 基因各碱基平均含量分别为 T 23.9%、C 19.9%、A 43.2%、G 13.0%,且 A + T 含量(67.1%)明显高于 G + C 含量(32.9%),体现出一定程度的 A + T 偏好性。

72 尾鸢乌贼 *Cytb* 基因序列共检测出 44 个单倍型,将其定义为 Hap_1 ~ Hap_44(表 2),单倍型 Hap_6 为 3 个群体共享单倍型,且个体数最多,高达 16 个,超过总个体数的 1/5, Hap_5 与 Hap_23

为东印度洋赤道群体与东印度洋南部群体共享,其余单倍型均为某一群体独有单倍型。

表 2 鸢乌贼 *Cytb* 基因单倍型及其在群体中的分布
Tab.2 Haplotypes of *Cytb* gene and their distributions in *S. oualaniensis* populations

单倍型 Haplotype	东印度洋 北部群体 NEI	东印度 赤道洋群体 EEI	东印度洋 南部群体 SEI	总计 Total
Hap_1	1			1
Hap_2	1			1
Hap_3	8			8
Hap_4		1		1
Hap_5		2	1	3
Hap_6	1	8	7	16
Hap_7		1		1
Hap_8		1		1
Hap_9	2			2
Hap_10	1			1
Hap_11	1			1
Hap_12	1			1
Hap_13	1			1
Hap_14	1			1
Hap_15			1	1
Hap_16			1	1
Hap_17			1	1
Hap_18			1	1
Hap_19			1	1
Hap_20			1	1
Hap_21			1	1
Hap_22			1	1
Hap_23		1	1	2
Hap_24			1	1
Hap_25			1	1
Hap_26			1	1
Hap_27			1	1
Hap_28			1	1
Hap_29			1	1
Hap_30			1	1
Hap_31		1		1
Hap_32		1		1
Hap_33		1		1
Hap_34		1		1
Hap_35		1		1
Hap_36		1		1
Hap_37		1		1
Hap_38		1		1
Hap_39		1		1
Hap_40		1		1
Hap_41	1			1
Hap_42	1			1
Hap_43	3			3
Hap_44	1			1
总计 Total	24	24	24	72

基于 *Cytb* 基因计算群体遗传多样性,总体的单倍型多样性和核苷酸多样性分别为 0.939、0.015;东印度洋北部群体拥有最高的核苷酸多样性 0.010;东印度洋南部群体分别拥有最高的

单倍型多样性 0.924 和最低的核苷酸多样性 0.003(表 3)。东印度洋南部群体以外的 2 个群体及整体均表现出高单倍型多样性 ($h > 0.5$) 和高核苷酸多样性 ($\pi > 0.005$)。

表 3 鸢乌贼各群体遗传多样性及其在谱系 1 和谱系 2 中的个体数
Tab.3 Genetic diversity of *S. oualaniensis* for different populations and the number of individuals in lineage 1 and lineage 2

群体 Population	个体数 Number/尾	单倍型数 N_h	单倍型多样性 h	核苷酸多样性 π	谱系 1 中个体数(百分比) No. of individuals in lineage 1 (percentage)	谱系 2 中个体数(百分比) No. of individuals in lineage 2 (percentage)
东印度洋北部群体 NEI	24	14	0.884	0.010	21(91.30%)	3(6.12%)
东印度洋赤道群体 EEI	24	16	0.895	0.007	1(4.35%)	23(46.94%)
东印度洋南部群体 SEI	24	18	0.924	0.003	1(4.35%)	23(46.94%)
总计 Total	72	44	0.939	0.015	23(100.00%)	49(100.00%)

2.2 系统发育关系

利用 MEGA X 软件,基于 K2P 模型分析了各群体的遗传距离(表 4),结果显示,各群体内遗传距离为 0.3% ~ 1.0%,群体间遗传距离范围为 0.5% ~ 2.7%。群体内遗传距离最小的是东印度洋南部群体,最大的是北部群体。东印度洋赤道群体与南部群体的群体间遗传距离最小,为 0.5%;东印度洋北部群体与南部群体的群体间遗传距离最大,为 2.7%。

表 4 基于 *Cytb* 基因的鸢乌贼群体内(对角线)及群体间(对角线下)遗传距离

Tab.4 Genetic distances within (along the diagonal) and between (below the diagonal) populations of *S. oualaniensis* based on *Cytb* gene

群体 Population	东印度洋北部群体 NEI	东印度洋赤道群体 EEI	东印度洋南部群体 SEI
东印度洋北部群体 NEI	0.010		
东印度洋赤道群体 EEI	0.026	0.007	
东印度洋南部群体 SEI	0.027	0.005	0.003

基于 *Cytb* 基因单倍型构建的 ML 系统发育树(图 2)显示,东印度洋鸢乌贼 3 个群体存在 2 个明显的系统发育谱系(谱系 1、谱系 2)。谱系 1(东印度洋北部谱系)主要为东印度洋北部群体个体,包含 13 个单倍型、23 个个体,其中:东印度洋北部群体个体 21 个,占比 91.3%,另含东印度洋赤道群体与南部群体个体各 1 个,共占比 8.7%。谱系 2(东印度洋南部谱系)主要由东印度洋赤道和南部群体个体组成,包含 31 个单倍型、49 个个体,其中:东印度洋赤道、南部群体个

体各 23 个,出现频率均为 46.94%,赤道与南部群体个体总出现频率为 93.88%;还有 3 个东印度洋北部群体个体,出现频率为 6.12%。见表 3。

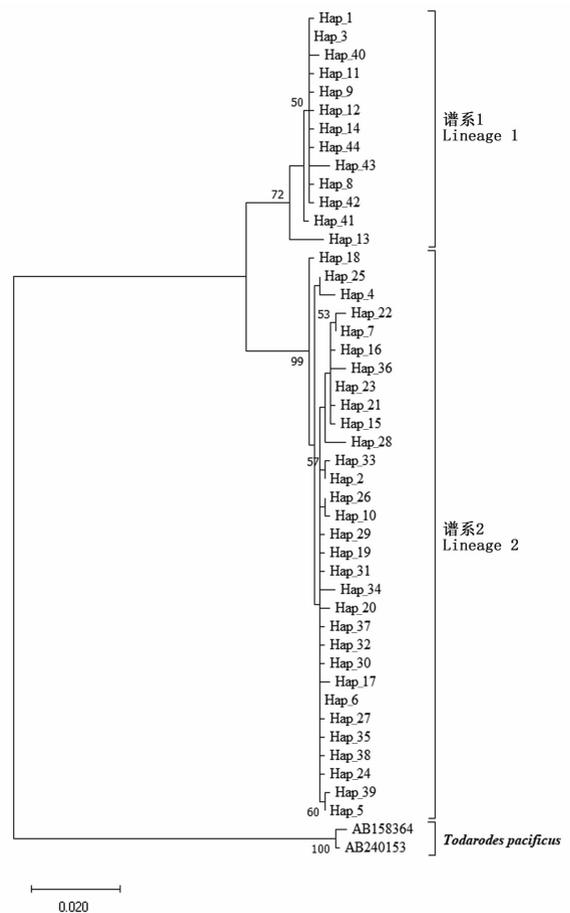


图 2 基于 *Cytb* 基因单倍型构建的鸢乌贼最大似然树
Fig.2 Maximum Likelihood tree of *S. oualaniensis* based on haplotypes of *Cytb* gene

基于 *Cytb* 基因绘制的单倍型网络图(图 3)整体呈现出 2 个典型的辐射状分布谱系,2 个谱系与地理位置有较好的对应关系。北部群体的单倍型主要出现在谱系 1 中,赤道与南部群体的

单倍型混合分布在谱系 2 中。另外,谱系 1 中也出现了少数赤道与南部群体的单倍型,谱系 2 中也存在个别北部群体的单倍型。

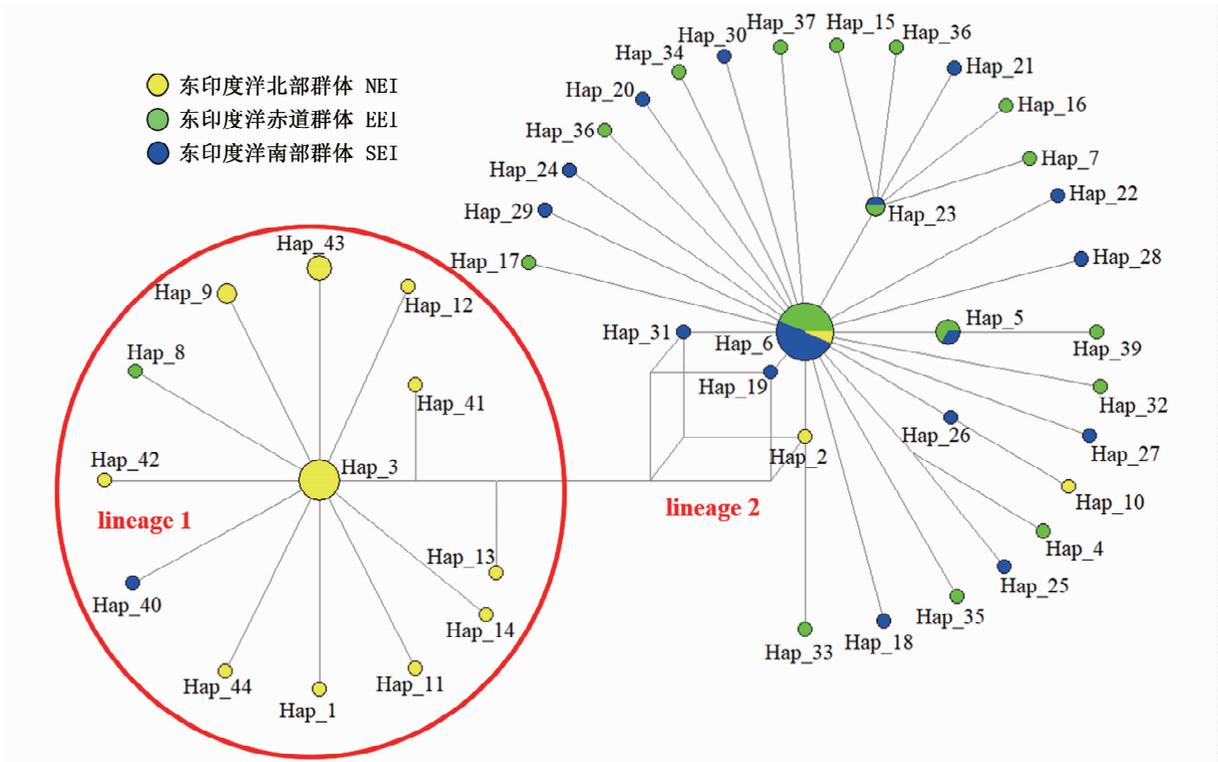


图 3 基于 *Cytb* 基因构建的鸢乌贼单倍型网络图
Fig. 3 Haplotype network of *S. oualaniensis* based on *Cytb* gene

2.3 遗传结构和群体历史动态

对东印度洋鸢乌贼进行 AMOVA 分析(表 5),检测其遗传结构。结果显示,变异贡献率主要来自群体间(66.1%),群体内变异贡献率为 33.9%。所有群体间的 F_{st} 值为 0.661,群体间遗传分化极其显著($P < 0.01$),具有非常明显的遗传

结构。两两群体间 F_{st} 分析(表 6)表明,东印度洋鸢乌贼北部群体与赤道群体($F_{st} = 0.672, P < 0.01$)、南部群体($F_{st} = 0.771, P < 0.01$)间均达到高度遗传分化水平($F_{st} > 0.25$),而东印度洋鸢乌贼南部群体与赤道群体遗传分化值不显著($F_{st} = 0.014, P > 0.05$)。

表 5 基于 *Cytb* 基因的鸢乌贼群体 AMOVA 分析

Tab. 5 AMOVA analysis of *S. oualaniensis* populations based on *Cytb* gene

变异来源 Sources of variation	自由度 df	方差总和 Sum of squares	变异组分 Variance components	变异贡献率 Percentage of variation/%	遗传分化系数 F_{st}
群体间 Among populations	2	258.892	5.281	66.1	0.661 ($P < 0.01$)
群体内 Within populations	69	187.062	2.711	33.9	
总计 Total	71	445.955	7.992		

表 6 基于 *Cytb* 基因的鸢乌贼群体间遗传分化系数 (F_{st}) 分析

Tab. 6 F-statistics (F_{st}) analysis between populations of *S. oualaniensis* based on *Cytb* gene

群体 Population	东印度洋北部群体 NEI	东印度洋赤道群体 EEI	东印度洋南部群体 SEI
东印度洋北部群体 NEI			
东印度洋赤道群体 EEI	0.672 ($P < 0.01$)		
东印度洋南部群体 SEI	0.771 ($P < 0.01$)	0.014 ($P > 0.05$)	

由于东印度洋鸢乌贼存在 2 个明显的系统发育谱系,故对两个谱系分别进行中性检验 (Tajima's D 和 Fu's F_s 检验),结果均为负值,且 P 显著 ($P < 0.05$),见表 7。*Cytb* 基因核苷酸歧点分布分析显示,整体与谱系 1 的核苷酸歧点分布图 (图 4、图 5) 呈多峰,谱系 2 的核苷酸歧点分布图呈明显的单峰 (图 6)。

表 7 鸢乌贼 *Cytb* 基因的中性检验结果

Tab. 7 Neutrality test results of *S. oualaniensis* based on *Cytb* gene

谱系 Lineage	Tajima's D	P	Fu's F_s	P
谱系 1 Lineage 1	-2.067	0.009	-5.915	0.001
谱系 2 Lineage 2	-2.541	0	-26.936	0
总计 Total	-0.430	0.389	-15.781	0.002

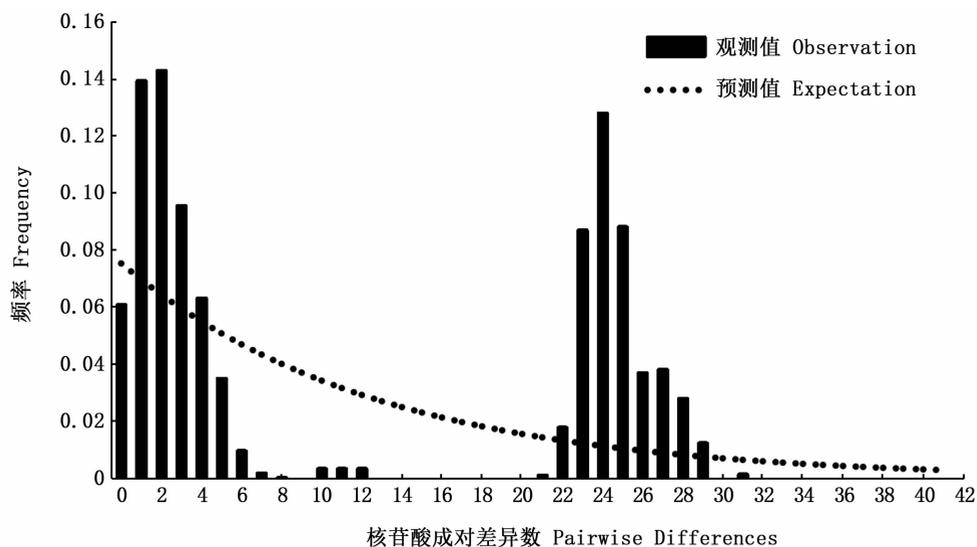


图 4 基于 *Cytb* 基因的鸢乌贼整体核苷酸歧点分布图

Fig. 4 Overall mismatch distributions of *S. oualaniensis* based on *Cytb* gene

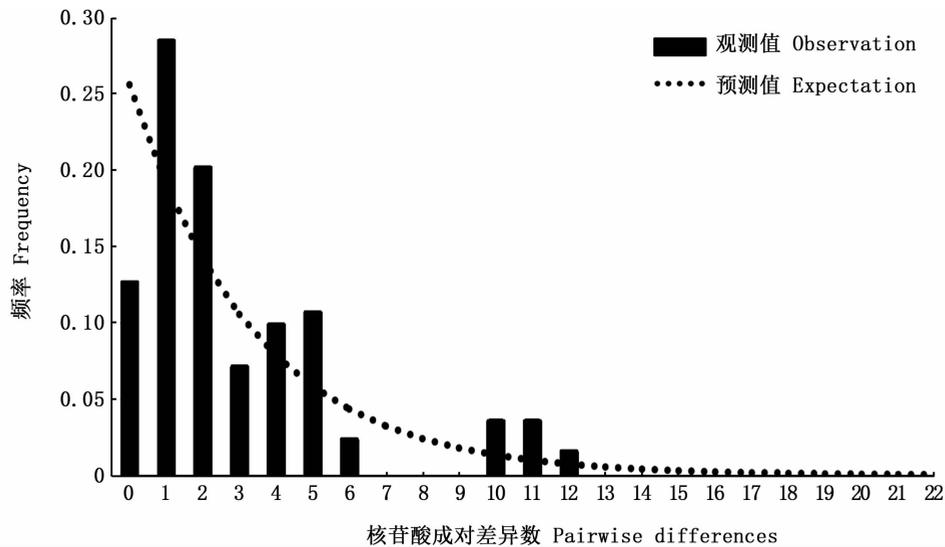
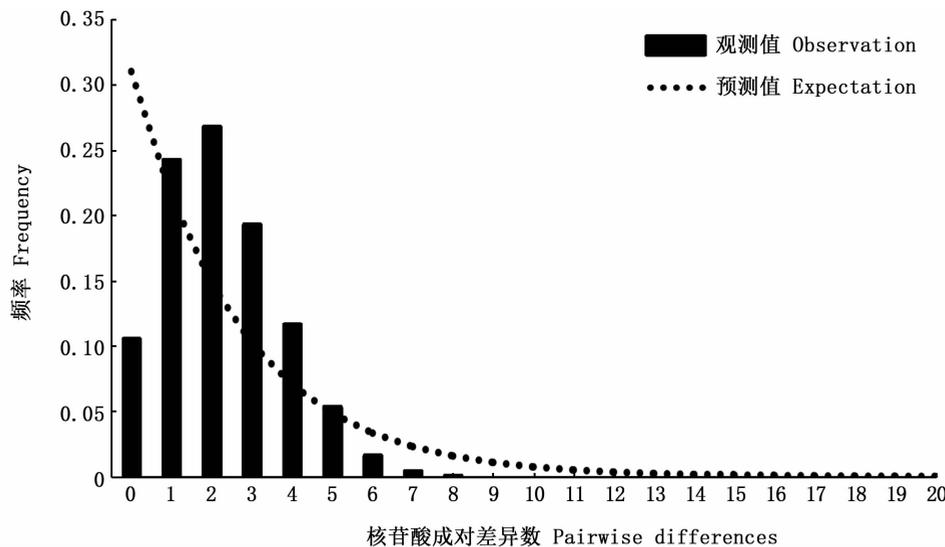
3 讨论

3.1 东印度洋鸢乌贼遗传多样性及遗传距离

东印度洋鸢乌贼 *Cytb* 基因序列中 A + T 含量 (67.1%) 明显高于 G + C 含量 (32.9%), 体现出 A + T 偏好性, 与刘连为等^[9] 对西北太平洋鸢乌贼及北太平洋柔鱼的研究结果一致, 印证了线粒体基因组中 4 种核苷酸分布不均的特点, 这一结论在其他头足类中也有类似的体现^[21-22]。

群体遗传多样性由单倍型多样性和核苷酸多样性 2 个指数来衡量。东印度洋鸢乌贼整体呈现出高单倍型多样性 ($h = 0.939$) 和高核苷酸多样性 ($\pi = 0.015$), 与刘连为等^[9] 对西太平洋鸢乌贼的研究结果类似, 表明鸢乌贼在印度洋和太平洋两大洋范围内可能均呈现出高遗传多样性。鸢乌贼丰富的渔业资源、较大的群体数量与生命周期及性成熟时间短、繁殖季节较长的生活史特性或许促进了高遗传多样性指数的产生^[23]。

东印度洋北部群体的群体内遗传距离是 3 个群体中最大的 (2.6%), 可能是由于北部群体较为分散的采样位置造成的。东印度洋赤道与南部群体的群体间遗传距离最小 (0.5%), 表示赤道群体与南部群体间具备高度的遗传同质性, 说明赤道群体与南部群体之间可能存在比较频繁的自由交配现象。

图5 基于 *Cytb* 基因的鸢乌贼谱系 1 核苷酸歧点分布图Fig. 5 Mismatch distributions in the lineage 1 of *S. oualaniensis* based on *Cytb* gene图6 基于 *Cytb* 基因的鸢乌贼谱系 2 核苷酸歧点分布图Fig. 6 Mismatch distributions in the lineage 2 of *S. oualaniensis* based on *Cytb* gene

YU 等^[24]基于 140 种软体动物线粒体基因的遗传距离,认为各个基因的种内平均距离为 1%~2%,种间平均距离为 16%~26%。在 STAAF 等^[11]的研究中,东太平洋中发光器缺失的赤道谱系(微型群)与其他几个具有发光器(典型鸢乌贼,中型群)的谱系分歧度最大,遗传距离达到了 14%。李敏等^[10]在南海鸢乌贼的遗传差异研究中基于 *16S rDNA*、*CO I* 和 *ND2* 计算得到微型群与中型群之间的遗传距离值分别为 8.8%、9.6% 和 14.0%,发现种间水平的遗传差异在鸢乌贼分布范围内是一个普遍现象。本研

究中北部与赤道群体的遗传距离为 2.6%,北部与南部群体遗传距离为 2.7%,均超过了种内平均距离,与 STAAF 等^[11]和李敏等^[10]的研究结果类似,暗示东印度洋鸢乌贼也存在亚种或种间水平的遗传差异。NESIS^[5]的研究结果表明印度洋海域鸢乌贼有大型群和中型群,且大型群只分布在北印度洋,而微型群出现在东太平洋赤道附近^[5],结合本研究的遗传距离结果(0.5%~2.7%)明显小于 STAAF 等^[11]和李敏等^[10]研究中的微型群与中型群之间的遗传距离(8.8%~14%),根据群体地理分布及遗传距离差异推测,

本研究中可能不存在微型群,北部群体可能为大型群,赤道与南部群体可能为中型群。另外,本研究在采样过程中发现鸢乌贼个体总体呈现北部群体个体大南部群体个体小,同样表明北部群体为大型群、赤道与南部群体为中型群的概率很高。

3.2 东印度洋鸢乌贼种群遗传结构

鸢乌贼跨洋分布的特性以及在世界范围内复杂的种群结构^[5, 11]使之成为谱系地理学理想的研究对象。根据 ML 系统发育树(图 2),东印度洋鸢乌贼可划分为南北 2 个谱系,即以东印度洋北部群体鸢乌贼为主的谱系 1 和主要由赤道与南部群体鸢乌贼组成的谱系 2。赤道与南部群体之间较小的遗传距离(0.5%)及 F_{st} 分析中赤道与南部群体不存在显著遗传分化($F_{st} = 0.014$, $P > 0.05$)也支持谱系 2 的划分。单倍型网络图(图 3)具有 2 个明显呈辐射状分布的谱系,与 ML 系统发育树吻合,也说明东印度洋鸢乌贼存在南北谱系分化。ML 系统发育树与单倍型网络图中,谱系 1 内出现了少数赤道与南部群体的单倍型,谱系 2 内存在个别北部群体的单倍型,暗示两个谱系间存在一定程度的基因交流。谱系 2 的中性检验结果均为负值,统计显著($P < 0.05$),且核苷酸歧点分布图呈明显的单峰,表示谱系 2 可能经历过群体扩张。3 个地理群体共享单倍型 Hap_6 所含个体数量最多,可能为祖先单倍型。

鸢乌贼对于东太平洋低氧区的利用尚不清楚,但已经有研究表明^[11]阿拉伯海的大型鸢乌贼与低氧区有关,鸢乌贼可以忍受低氧环境,然而以鸢乌贼为猎物的捕食者却难以忍受低氧环境,故鸢乌贼在低氧区天敌较少,个体发育较大。东印度洋北部的孟加拉湾缺氧区($75^{\circ}\text{E} \sim 100^{\circ}\text{E}$, $6^{\circ}\text{N} \sim 23^{\circ}\text{N}$)为世界四大永久性低氧区之一^[25],这使得此海区成为鸢乌贼天然的避难所,得以躲避难以忍受低氧的捕食者^[26],这也可能导致东印度洋北部鸢乌贼群体产生遗传分化,成为独立于南部与赤道群体的谱系 1。在采样过程中发现东印度洋海域鸢乌贼整体呈现出北部个体大于南部,这可能是遗传差异的形态学体现。

此外,由于与亚洲大陆的交互作用,印度洋北部形成世界上特有的季风洋流^[27],这些较为特殊的季风暖流以及赤道急流(Wyrtki 急流)等均可能是东印度洋鸢乌贼群体产生南北分化的原

因。季风漂流主要发生在季风期,从 5 月至 9 月,西南季风漂流是热带印度洋强度最大的海流之一,强劲的西南季风驱使印度洋北部形成顺时针环流,其垂向平均深度可达 50 m;从 12 月至 3 月则恰好相反,东北季风漂流使得印度洋北部表层海水在冬季形成逆时针环流^[28-29]。在印度洋季风转换期的 4 月至 5 月及 10 月至 11 月,赤道印度洋表层出现了赤道急流,这是一支狭窄的强流,均匀分布在赤道南北两侧,影响深度可达到 50 m^[30-31]。另外,在赤道急流之下还存在着东向的赤道潜流,这是一支由纬向压力梯度驱动的强流,深度大概位于 90 ~ 170 m,但并非全年存在,出现时间与西南季风漂流及东北季风漂流时间大体一致,并且当东北季风处于末期时,赤道潜流强度达到最大^[32]。季风漂流可能在一定程度上使得谱系 1 内部存在较为频繁的随机交配现象,而狭窄的强赤道急流与赤道潜流或许阻碍了东印度洋鸢乌贼南北 2 个谱系的遗传交流,2 个谱系的遗传差异可能因此产生。

在印度洋的南半部,洋流的流向基本上是稳定的,南赤道流从东到西横跨印度洋。东印度洋鸢乌贼赤道群体与南部群体之间不存在显著遗传分化($F_{st} = 0.014$, $P > 0.05$),表示赤道与南部群体具备高度的遗传同质性,可能是由于东印度洋赤道与南部之间不存在明显的地理障碍及特殊的洋流阻隔造成的。东印度洋海域巨大的南北水文差异引起异质的海洋环境,可能导致了东印度洋鸢乌贼南北谱系的遗传差异。

孟加拉湾湾口东部海流在西南季风期主要为南向流,在东北季风期主要为北向流,湾口西部与东部大体相反,这样的环流意味着湾口可以与外部大洋水进行水体交换,西南季风期,湾内水体可以通过湾口东侧进入印度洋赤道海域,外部大洋水体可以通过湾口西侧进入湾内,东北季风期的水体交换途径则相反^[33]。孟加拉湾湾口环流带来的水体交换可能促进了东印度洋鸢乌贼南北谱系的基因交流,这或许可以解释本研究中 2 个谱系的空间组成不单一、存在南北基因交流的原因。

综上所述,东印度洋鸢乌贼整体上具有较高的群体遗传多样性,至少存在 2 个鸢乌贼谱系。以东印度洋北部群体鸢乌贼为主的谱系 1,可能是由于孟加拉湾缺氧区及东印度洋北部特有的

季风洋流使得北部群体与赤道及南部群体产生了遗传差异。主要由赤道及南部群体鸢乌贼组成的谱系 2 经历过群体扩张,赤道及南部群体之间具备高度的遗传同质性。2 个谱系间的基因交流可能受到了赤道急流的阻碍,而孟加拉湾环流则带来了一定的南北基因交流。了解东印度洋鸢乌贼的系统发育关系为其渔业资源的合理开发和科学管理提供了依据,目前人类捕捞活动尚未对东印度洋鸢乌贼渔业资源造成捕捞压力,在东印度洋鸢乌贼资源的利用和管理方面应考虑南北谱系的差异和特点,可将东印度洋鸢乌贼划分为南北 2 个独立的进化单元来进行渔业管理。需要指出,本文未围绕具体的形态学数据进行研究,无法准确判断各地理群体所属形态学群体,所用线粒体 DNA *Cytb* 基因只能反映母本的种群遗传分化特征,各基因片段之间在进化速率和系统发育信息上存在一定差异,今后有必要增加形态学数据,整合其他线粒体 DNA 或核基因标记^[12],并继续补充样本量、扩大采集海域,建立印度洋鸢乌贼资源评估模型,开展管理策略研究^[34-35],深入分析鸢乌贼在东印度洋的谱系分化及基因交流格局。

参考文献:

- [1] 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.
CHEN X J, LIU B L, WANG Y G. Cephalopods of the world [M]. Beijing: Ocean Press, 2009: 312-313.
- [2] 陆化杰,张旭,童玉和,等. 中国南海西沙群岛海域鸢乌贼耳石微结构及生长特性[J]. 水产学报,2020,44(5):767-776.
LU H J, ZHANG X, TONG Y H, et al. Statolith microstructure and growth characteristics of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Xisha Islands waters of the South China Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2020, 44(5): 767-776.
- [3] 范江涛,邱永松,陈作志,等. 南海鸢乌贼两个群体间角质颚形态差异分析[J]. 中国海洋大学学报,2015,45(10):42-49.
FAN J T, QIU Y S, CHEN Z Z, et al. Morphological difference of the beak between two stocks of *Sthenoteuthis oualaniensis* in habiting South China Sea[J]. Periodical of Ocean University of China, 2015, 45(10): 42-49.
- [4] 赵荣兴. 印度洋可开发的外洋性头足类[J]. 现代渔业信息,1992(8):25-26.
ZHAO R X. Exploitable cephalopods in the Indian Ocean [J]. Modern Fisheries Information, 1992(8): 25-26.
- [5] NESIS K N. Population structure of oceanic Ommastrephids, with particular reference to *Sthenoteuthis oualaniensis*: A review[M]//OKUTANI T, O' DOR R K, KUBODERA T. Recent Advances in Fisheries Biology. Tokyo: Takai University Press, 1993: 375-383.
- [6] 杨德康. 两种鱿鱼资源和其开发利用[J]. 上海水产大学学报,2002,11(2):176-179.
YANG D K. The resources and its exploitation and utilization of two species of squid [J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2002, 11(2): 176-179.
- [7] 江艳娥,张鹏,林昭进,等. 南海外海鸢乌贼耳石形态特征分析[J]. 南方水产科学,2015,11(5):27-37.
JIANG Y E, ZHANG P, LIN Z J, et al. Statolith morphology of purpleback flying squid (*Sthenoteuthis oualaniensis*) in the offshore South China Sea [J]. South China Fisheries Science, 2015, 11(5): 27-37.
- [8] 江艳娥,陈作志,林昭进,等. 南海海域鸢乌贼中型群与微型群渔业生物学比较[J]. 水产学报,2019,43(2):454-466.
JIANG Y E, CHEN Z Z, LIN Z J, et al. Comparison of fishery biology between medium-form and dwarf-form of *Sthenoteuthis oualaniensis* in South China Sea [J]. Journal of Fisheries of China, 2019, 43(2): 454-466.
- [9] 刘连为,周永东,陆化杰,等. 西北太平洋鸢乌贼种群遗传结构[J]. 水产学报,2017,41(9):1355-1364.
LIU L W, ZHOU Y D, LU H J, et al. Genetic structure of *Sthenoteuthis oualaniensis* population in the northwest Pacific Ocean [J]. Journal of Fisheries of China, 2017, 41(9): 1355-1364.
- [10] 李敏,张鹏,张俊,等. 南海鸢乌贼的遗传差异:种群分化还是种间分化[J]. 中国水产科学,2019,26(1):133-140.
LI M, ZHANG P, ZHANG J, et al. Genetic differentiation of the purpleback flying squid, *Sthenoteuthis oualaniensis*, in the South China Sea: population or species divergence [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(1): 133-140.
- [11] STAAF D J, RUIZ-COOLEY R I, ELLIGER C, et al. Ommastrephid squids *Sthenoteuthis oualaniensis* and *Dosidicus gigas* in the eastern Pacific show convergent biogeographic breaks but contrasting population structures [J]. Marine Ecology Progress Series, 2010, 418: 165-178.
- [12] 任桂静,唐峰华,马春艳,等. 基于 16S rRNA 和 CO I 基因序列的柔鱼亚科系统进化关系探讨[J]. 海洋渔业,2018,40(5):522-530.
REN G J, TANG F H, MA C Y, et al. On the phylogenetic relationships within *Ommastrephinae* using 16S rRNA and CO I [J]. Marine Fisheries, 2018, 40(5): 522-530.
- [13] 刘连为,许强华,陈新军. 基于线粒体 CO I 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.
LIU L W, XU Q H, CHEN X J. Population genetic structure

- of *Ommastrephes bartramii* in the North Pacific Ocean based on the *CO I* and *Cytb* gene sequences analysis[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2012, 36(11): 1675-1684.
- [14] THOMPSON J D, GIBSON T J, PLEWNIAK F, et al. The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools [J]. *Nucleic Acids Research*, 1997, 25(24): 4876-4882.
- [15] ROZAS J, SANCHEZ-DELBARRIO J C, MESSEGUER X, et al. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods [J]. *Bioinformatics*, 2003, 19(18): 2496-2497.
- [16] KUMAR S, STECHER G, TAMURA K. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2016, 33(7): 1870-1874.
- [17] KIMURA M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 1980, 16(2): 111-120.
- [18] FU Y X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection [J]. *Genetics*, 1997, 147(2): 915-925.
- [19] TAJIMA F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism [J]. *Genetics*, 1989, 123(3): 585-595.
- [20] EXCOFFIER L, SMOUSE P E, QUATTRO J M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data [J]. *Genetics*, 1992, 131(2): 479-491.
- [21] BOORE J L. The complete sequence of the mitochondrial genome of *Nautilus macromphalus* (Mollusca: Cephalopoda) [J]. *BMC Genomics*, 2006, 7(1): 182.
- [22] 孙宝超, 杨建敏, 孙国华, 等. 中国沿海长蛸 (*Octopus variabilis*) 自然群体线粒体 *CO I* 基因遗传多样性研究 [J]. *海洋与湖沼*, 2010, 41(2): 259-265.
- SUN B C, YANG J M, SUN G H, et al. Sequence and molecular phylogeny of mitochondrial *CO I* gene fragment in five populations of *Octopus variabilis* in China [J]. *Oceanologia Et Limnologia Sinica*, 2010, 41(2): 259-265.
- [23] 刘红艳, 熊飞, 杨东, 等. 基于细胞色素 *b* 基因的鳶浪白鱼野生群体和养殖群体遗传多样性分析 [J]. *华中农业大学学报*, 2011, 30(1): 94-98.
- LIU H Y, XIONG F, YANG D, et al. Mitochondrial cytochrome *b* gene sequence diversity in wild and cultured populations of *Anabarilius grahami* [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2011, 30(1): 94-98.
- [24] YU H, KONG L F, LI Q. Evaluation of the efficacy of twelve mitochondrial protein-coding genes as barcodes for mollusk DNA barcoding [J]. *Mitochondrial DNA*, 2016, 27(2): 1336-1339.
- [25] 王颖, 王保栋, 韦钦胜, 等. 东印度洋中部缺氧区的季节变化特征 [J]. *海洋科学进展*, 2018, 36(2): 262-271.
- WANG Y, WANG B D, WEI Q S, et al. Seasonal variation of hypoxic zone in the centraleastern Indian Ocean [J]. *Advances in Marine Science*, 2018, 36(2): 267-271.
- [26] GILLY W F, MARKAIDA U, BAXTER C H, et al. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 324: 1-17.
- [27] 乔彬. 热带东印度洋水文和环流特征及年际变化分析 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2014.
- QIAO B. The analysis of hydrology and circulation characteristics and their interannual variations in tropical eastern Indian Ocean [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2014.
- [28] SCHOTT F A, XIE S P, MCCREARY J P JR. Indian Ocean circulation and climate variability [J]. *Reviews of Geophysics*, 2009, 47: RG1002.
- [29] SCHOTT F A, MCCREARY J P. The monsoon circulation of the Indian Ocean [J]. *Progress in Oceanography*, 2001, 51(1): 1-123.
- [30] WYRTKIK. An equatorial jet in the Indian Ocean [J]. *Science*, 1973, 181(4096): 262-264.
- [31] QIU Y, LI L, YU W D. Behavior of the Wyrtki Jet observed with surface drifting buoys and satellite altimeter [J]. *Geophysical Research Letters*, 2009, 36(18): 120-131.
- [32] KNAUSS J A, TAFT B A. Equatorial undercurrent of the Indian Ocean [J]. *Science*, 1964, 143(3604): 354-356.
- [33] 宣莉莉. 热带东印度洋上层海洋环流及其与孟加拉湾水交换的季节变化研究 [D]. 厦门: 国家海洋局第三海洋研究所, 2013.
- XUAN L L. Seasonal variation of the upper ocean circulation in the eastern tropical Indian Ocean and its water exchange with the Bay of Bengal [D]. Xiamen: Third Institute of Oceanography, 2013.
- [34] 陈新军, 钱卫国, 刘必林, 等. 主要经济大洋性鱿鱼资源渔场生产性调查与渔业概况 [J]. *上海海洋大学学报*, 2019, 28(3): 344-356.
- CHEN X J, QIAN W G, LIU B L, et al. Productive survey and fishery for major pelagic economic squid in the world [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2019, 28(3): 344-356.
- [35] 陈新军. 世界头足类资源开发现状及我国远洋鱿钓渔业发展对策 [J]. *上海海洋大学学报*, 2019, 28(3): 321-330.
- CHEN X J. Development status of world cephalopod fisheries and suggestions for squid jigging fishery in China [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2019, 28(3): 321-330.

Phylogenetic relationship and population genetic structure of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Eastern Indian Ocean based on *Cytb* gene

XU Shasha^{1,2}, TANG Fenghua³, REN Huimin^{1,2}, LI Zhihong^{2,4}, HE Lijun^{1,2}

(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 200062, China; 3. East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China; 4. School of Geographic Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China)

Abstract: In this study, we determined the mitochondrial DNA cytochrome *b* gene (*Cytb*) sequences of the northern, equatorial and southern populations of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Eastern Indian Ocean, and analyzed the phylogenetic relationship. It was shown that *S. oualaniensis* in the Eastern Indian Ocean had an overall high haplotype diversity of 0.939 and a high nucleotide diversity of 0.015. F_{st} value among three populations was 0.661 ($P < 0.01$), reaching a high level of interpopulation genetic differentiation with significant genetic structure. Two lineages were revealed in three *S. oualaniensis* populations in the Eastern Indian Ocean. Lineage 1 (the northern lineage of the Eastern Indian Ocean) is dominated by individuals from the northern population of the Eastern Indian Ocean; lineage 2 (the southern lineage of the Eastern Indian Ocean) mainly consists of individuals from the equatorial population and the southern population of the Eastern Indian Ocean, and lineage 2 underwent population expansion. The great north-south hydro-logical difference in the Eastern Indian Ocean may be the reason for the north-south lineage divergence of *S. oualaniensis* in the Eastern Indian Ocean. The differences and characteristics of the north-south lineages should be considered in the utilization and management of *S. oualaniensis* resources in the Eastern Indian Ocean.

Key words: *Sthenoteuthis oualaniensis*; *Cytb* gene; phylogenetic relationship; population genetic structure