

文章编号: 1674-5566(2025)02-0372-10

DOI: 10.12024/jsou.20241004676

东南太平洋茎柔鱼种群遗传多样性及其与生境因子的关联

苟倩波¹, 王丛丛^{1,2,3,4}, 李纲^{1,2,3}, 梁绪虹¹, 彭祖焜¹

(1. 上海海洋大学 海洋生物资源与管理学院, 上海 201306; 2. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306; 3. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306; 4. 临港新片区海洋生物医药科技创新型平台, 上海 201306)

摘要: 为探讨东南太平洋茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)种群遗传多样性及其与生境因子的关系, 利用线粒体 *CO I* 基因, 结合冗余分析和 Mantel 检验, 对大、中、小 3 种表型群体的遗传多样性及生境因子的影响进行分析。结果显示, 茎柔鱼群体总体单倍型多样性 (Haplotype diversity, H_d) 为 0.455、核苷酸多样性 (Nucleotide diversity, π) 为 0.0011, 呈现高 H_d 和低 π 的特点。群体间遗传分化系数 (F_{st}) 小于 0.05, 基因流 (N_m) 大于 1, 群体内变异占比高达 99.14%。遗传数据表明, 群体曾经历历史扩张事件, 时间约为 46 700 年前。冗余分析和 Mantel 检验结果显示, 群体地理距离与平均遗传距离相关性较弱, 纬度 (Latitude, lat)、海表面温度 (Sea surface temperature, SST)、海面盐度 (Sea surface salinity, SSS)、酸碱度 (pH) 是显著影响茎柔鱼种群遗传多样性的生境因子 ($P < 0.05$), 且不同表型群体受不同的生境因子的影响。研究表明, 茎柔鱼 3 种表型群体间未发生显著的遗传分化, 生境因子对 3 种表型群体的遗传多样性具有显著影响。本研究可为保护和管理茎柔鱼种群提供重要参考。

关键词: 茎柔鱼; 遗传多样性; 生境因子; *CO I* 基因; 东南太平洋

中图分类号: S 917.4 **文献标志码:** A

茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)为大洋性经济头足类, 资源丰富^[1], 是中国远洋鱿钓渔业的重点捕捞对象之一^[2]。茎柔鱼广泛分布在 125°W 以东的加利福尼亚半岛 (30°N) 至智利 (30°S) 海域^[3]。由于茎柔鱼性成熟胴长差异较大, NIGMATULLIN 等^[4]根据其性成熟胴长将东南太平洋茎柔鱼分为大、中、小 3 个群体: 大表型群 (雄性 400~500 mm、雌性 550~650 mm 至 1 000~1 200 mm), 中表型群 (雄性 240~420 mm、雌性 280~600 mm) 和小表型群 (雄性 130~260 mm、雌性 140~340 mm)。茎柔鱼生命周期短, 仅有 1~2 龄, 较短的生命周期使其对栖息地生境因子的变化极为敏感^[5-6]。生境因子即生态环境因子, 包括环境因子和地理因子, 研究表明生境因子对物种多样性和遗传多样性具有重要影响^[7-8], RIGINOS 等^[9]分析了海洋生境因子对海

洋生物基因流动的影响, 发现栖息地环境的不同可能推动生物的适应性进化, 从而影响种群遗传多样性。IBÁÑEZ 等^[10]利用 *CO I* 基因序列分析巴塔哥尼亚枪乌贼 (*Doryteuthis gahi*) 种群遗传变异, 发现相比地理距离, 环境因素(如洋流、温度等)对种群遗传变异的影响更加明显。

东南太平洋茎柔鱼栖息地分布广泛, 所栖息环境多变复杂^[11], 不同表型茎柔鱼的分布存在差异, 小表型群主要分布在海表温较高的赤道海域, 大表型群主要分布在海表温较低且易受洋流影响的秘鲁海域, 中表型群同小表型群和大表型群均有混合^[4]。在环境的影响下, 物种可以通过遗传(进化)和表型(包括非遗传的、可塑性的成分)的改变, 来适应环境^[12], 从而进一步影响其遗传多样性。研究茎柔鱼种群遗传多样性及其与生境因子的关系, 有助于明确其遗传多样性及适

收稿日期: 2024-10-30 修回日期: 2025-01-15

基金项目: 国家重点研发计划(2023YFD2401302); 南太平洋区域渔业管理组织鱿鱼研究基金(D-8021-24-0126)

作者简介: 苟倩波(2000—), 女, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源。E-mail: 1473351015@qq.com

通信作者: 李纲, E-mail: g-li@shou.edu.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydxxb.com>

应性进化特征,以期更好地开发和管理茎柔鱼渔业资源。

线粒体基因标记是研究动物群体遗传学、遗传进化学和遗传地理学的理想标记^[13]。徐豪等^[14]利用线粒体ND2基因分析不同表型茎柔鱼群体的遗传学,发现茎柔鱼大、中、小3种表型群之间可能存在广泛的基因交流。闫杰等^[15]利用细胞色素b基因分析不同采样点的茎柔鱼种群遗传结构,发现部分秘鲁群体间存在显著的遗传分化,哥斯达黎加群体内部遗传分化不显著。虽然前期已有不少研究利用基因标记对茎柔鱼的种群遗传结构进行分析,但主要集中于不同表型或海域种群遗传多样性的研究,少见有关茎柔鱼的

遗传多样性与生境因子关系的研究。因此,本研究利用线粒体CO I基因分析东南太平洋不同表型茎柔鱼种群的遗传多样性及其与环境因子和地理因子之间的关系,为东南太平洋茎柔鱼的资源保护和合理开发提供数据支持。

1 材料与方法

1.1 样本采集

实验用茎柔鱼为观察员在东南太平洋公海随机采集。样本冷藏后运回上海海洋大学实验室,根据性成熟后的胴长将其分成大、中、小3种表型组,每组样品30尾,采集肌肉组织,于-80 °C保存。样本详细信息见表1。

表1 实验样本基本信息
Tab. 1 Basic information about the experimental samples

| 表型 Phenotype | 经度 Longitude | 纬度 Latitude | 雌性尾数 Number of females/尾 | 雄性尾数 Number of males/尾 | 采样年份 Sampling date | 胴长 Mantle length/mm |
|-----------------|------------------|-----------------|-----------------------------|---------------------------|-----------------------|------------------------|
| 大表型 Large | 75°06'W~81°59'W | 14°40'S~19°58'S | 21 | 9 | 2022—2023 | 640~904 |
| 中表型 Medium | 78°23'W~110°30'W | 00°31'S~18°39'S | 7 | 23 | 2022 | 279~430 |
| 小表型 Small | 78°23'W~109°14'W | 00°00'S~18°39'S | 3 | 27 | 2022 | 222~262 |

1.2 生境数据

研究中涉及的环境因子主要包括海表面温度(Sea surface temperature, SST)、海表面盐度(Sea surface salinity, SSS)、酸碱度(pH)、叶绿素a质量浓度(Chlorophyll-a mass concentration, Chl.a)、海表面高度(Sea surface height, SSH)、溶解氧(Dissolved oxygen, DO),环境数据来源于哥白尼数据空间生态系统(Copernicus data space ecosystem; <http://dataspace.copernicus.eu>),时间范围为2022—2023年,空间范围覆盖整个实验样品的经纬度区域。地理因子主要为纬度(Latitude, lat)和经度(Longitude, lon),地理数据来源于舟山宁泰远洋渔业有限公司和明翔远洋渔业有限公司。

1.3 茎柔鱼DNA的提取和线粒体CO I基因序列的扩增

1.3.1 基因组DNA的提取

茎柔鱼基因组DNA提取试剂盒来自北京天根生化科技有限公司,提取后用1%琼脂糖凝胶电泳检测,-20 °C保存备用。

1.3.2 PCR扩增与测序

CO I基因扩增引物参照刘连为等^[16]的研究,引物序列:CO I F为5'-ATCCCATGCAGGCC

TTCAG-3', CO I R为5'-GCCTAATGCTCAGAG TATTGGGG-3'。由生工生物工程(上海)股份有限公司合成。

PCR反应体系为50 μL: PCR Mix 25 μL, ddH₂O 20 μL, 上下游引物各2 μL, DNA模板1 μL。

PCR反应程序:94 °C预变性2 min;94 °C变性1 min,58 °C退火1 min,72 °C延伸1 min,35个循环;72 °C最后延伸2 min。反应完毕后,扩增产物使用1%的琼脂糖凝胶电泳检测后,送至生工生物工程(上海)股份有限公司测序。

1.4 遗传多样性分析

在MEGA v11中校正测序后的序列,并计算序列特性参数:突变位点数(Variable sites, V)、简约信息位点数(Parsimony-informative site, P_i)、保守位点数(Conserved sites, C)^[17]。使用邻接聚类法(Neighbor-Joining, NJ)构建进化树。使用DnaSP v6.12.3计算群体遗传参数:单倍型数(Haplotype number, H)、核苷酸多样性(Nucleotide diversity, π)、单倍型多样性(Haplotype diversity, H_d)^[18]。使用PopART v1.7构建茎柔鱼种群的单倍型网络图。使用Arlequin v3.5.2.2进行群体遗传分析,计算茎柔鱼

种群间的遗传分化系数 (F_{st}) 和基因流动参数 (N_m), 并利用分子方差分析 (AMOVA) 评估群体内和群体间的遗传变异分布^[19]。

1.5 种群历史动态分析

使用 Arlequin v3.5.2.2 软件, 通过 Tajima's D 和 Fu's Fs 中性检验以及群体错配分布 (Mismatch distribution), 推断种群历史动态^[20]。并计算错配分布参数 tau (Mismatch distribution's tau, τ), 估计种群扩张时间。扩张时间计算公式:

$$t = \frac{\tau}{2u} \quad (1)$$

式中: τ 为错配分布参数; u 为分析序列的突变量; t 为自扩张时间^[21]。

突变量 u 的计算公式:

$$u = 2\mu k \quad (2)$$

式中: μ 为 $CO\ I$ 的基因突变率, 本研究参照 SANCHEZ 等^[22]的研究结果, 取 1.2%; k 为序列长度, 本研究中为 563 bp。

1.6 生境因子分析

以 H_d 和 π 为响应变量, 生境因子为解释变量, 通过去趋势对应分析 (Detrended correspondence analysis, DCA)^[23] 评估梯度轴 (Axis lengths of gradient) 大小: 大于 4.0, 采用典范对应分析 (Canonical correspondence analysis, CCA); 小于 3.0, 选择冗余分析 (Redundancy analysis, RDA); 在 3.0~4.0 时, 则 CCA 和 RDA 均可^[24]。DCA 结果显示轴长度小于 3.0, 故本研究

使用 Canoco v5.0 进行冗余分析。

Mantel 检验中, 利用 R v4.4.1 的 ape 包计算不同表型群之间的平均遗传距离; 用 geosphere 包计算不同表型群之间的地理距离, 并通过 vegan 包对平均遗传距离和地理距离进行空间自相关分析。

2 结果

2.1 茎柔鱼 $CO\ I$ 基因序列特征分析

PCR 扩增得到茎柔鱼的 $CO\ I$ 基因片段, 经测序和校对, 获得 563 bp 线粒体 $CO\ I$ 基因片段。结果显示, A、T、G、C 碱基的平均含量分别为 28.6%、36.7%、15.4%、19.3%, 其中 A+T 含量 (65.3%) 明显高于 G+C 含量 (34.7%)。在 90 条 $CO\ I$ 基因片段中检测到突变位点 11 个 (1.95%)、简约信息位点 3 个 (0.53%)、保守位点 549 个 (97.52%)。

2.2 群体的遗传多样性分析

东南太平洋茎柔鱼 3 种不同表型群的遗传多样性参数见表 2, 茎柔鱼种群总 H 、 H_d 、 π 分别为 19、 0.455 ± 0.064 、 $0.001\ 1 \pm 0.003\ 9$ 。中型群的 H 和 H_d 均最高, 分别为 7 和 0.508 ± 0.108 ; 大型群和小型群的 H 均为 6, 小型群的 H_d 和 π 最低, 分别为 0.411 ± 0.110 、 $0.000\ 9 \pm 0.002\ 6$; 大型群的 π 最高, 为 $0.001\ 9 \pm 0.000\ 3$ 。可见, 大、中、小 3 种表型群茎柔鱼之间的遗传多样性无明显差异, 呈现高 H_d 与低 π 的特点。

表 2 茎柔鱼 3 个群体的遗传多样性参数
Tab. 2 Genetic diversity parameters of the three populations of *Dosidicus gigas*

| 表型 Phenotype | 样本数 Sample size | 单倍型数 H | 单倍型多样性 H_d | 核苷酸多样性 π |
|--------------|-----------------|----------|-------------------|-------------------------|
| 大表型 Large | 30 | 6 | 0.455 ± 0.106 | $0.001\ 9 \pm 0.000\ 3$ |
| 中表型 Medium | 30 | 7 | 0.508 ± 0.108 | $0.001\ 0 \pm 0.002\ 7$ |
| 小表型 Small | 30 | 6 | 0.411 ± 0.110 | $0.000\ 9 \pm 0.002\ 6$ |
| 总计 Total | 90 | 19 | 0.455 ± 0.064 | $0.001\ 1 \pm 0.003\ 9$ |

2.3 种群间遗传分化

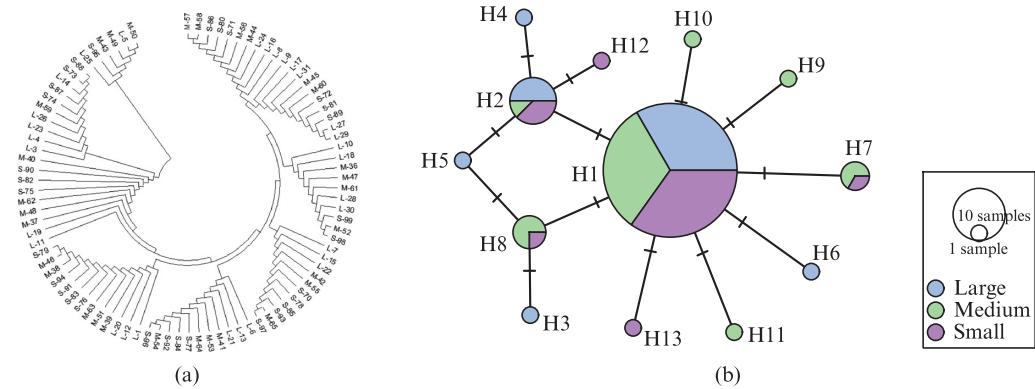
大、中、小 3 种表型群的 F_{st} 值在 0.005~0.030 2, 统计检验均不显著 ($P > 0.05$), 各群体间的 N_m 均远大于 1 (表 3)。AMOVA 分析显示, 群体内变异和群体间的变异百分比分别为 99.14% 和 0.86%。可见, 不同表型群间存在频繁的基因交流, 变异主要发生在群体内。

进化树和单倍型的分布均能反映群体间的

基因交流。由 NJ 进化树可见, 3 种表型群茎柔鱼个体之间并没有完全分离, 而是交错分布 (图 1a)。单倍型网络图显示, H1 单倍型为主单倍型, 通过不同的节点与其他单倍型相连 (图 1b), H1 和 H2 单倍型在 3 种表型的茎柔鱼中都有分布, 茎柔鱼群体间存在一定的遗传联系, 与 NJ 进化树结果一致, 表明茎柔鱼群体间存在频繁的基因交流。

表3 茎柔鱼3个群体的 F_{st} (对角线下)和 N_m (对角线上)
Tab. 3 F_{st} (below diagonal) and N_m (above diagonal) of the three populations of *Dosidicus gigas*

| 表型 Phenotype | 大表型 Large | 中表型 Medium | 小表型 Small |
|--------------|---------------------|---------------------|-----------|
| 大表型 Large | - | 8.04 | 19.73 |
| 中表型 Medium | 0.030 2($P>0.05$) | - | 45.45 |
| 小表型 Small | 0.012 5($P>0.05$) | 0.005 5($P>0.05$) | - |



H1~H13 为 13 种不同的单倍型序列类型,圆的面积和单倍型的频率成正比。
H1~H13 represent 13 different haplotype sequence types, and the area of the circle is proportional to the frequency of the haplotype.

图1 NJ进化树 (a) 和单倍型网络图 (b)

Fig. 1 NJ phylogenetic tree (a) and haplotype network diagram (b)

2.4 种群历史动态分析

中性检验结果显示,3种表型群茎柔鱼的Fu's F_s 和 Tajima's D 均为负值,且均呈显著差异($P<0.05$)。因此,东南太平洋的茎柔鱼种群可能经历过扩张事件。

由图2可见,茎柔鱼不同表型群的曲线均出现了单峰,说明茎柔鱼群体可能经历了扩张。Arlequin分析 τ 值为1.264,基于公式(1)和(2)估计扩张时间在46 700年前。

2.5 生境因子对东南太平洋茎柔鱼遗传多样性的影响

2.5.1 环境因子的影响

用RDA分析茎柔鱼遗传多样性变量和环境因子的关系。结果显示,茎柔鱼种群 H_d 与 $Chl.a$ 呈正相关,与其他因子呈负相关; π 与SST呈负相关,与其他环境因子呈正相关(图3a)。分析各表型群的分布,发现小表型群体分布易受SST的影响;大表型群体分布易受SSH的影响,中表型群体分布分散,说明其能够适应多种不同的环境条件。

件。蒙特卡洛检验结果显示(表4),pH、SSS、SST是显著影响茎柔鱼种群遗传多样性的环境因子($P<0.05$)。

2.5.2 地理因子的影响

对茎柔鱼遗传多样性与地理因子的关系进行冗余分析,发现茎柔鱼种群 H_d 与lon呈正相关,与lat呈负相关; π 与lat呈正相关,和lon呈负相关(图3b)。分析各表型群的分布,发现茎柔鱼种群与lon分布较远,群体的整体分布与lon无显著相关性;大表型群体分布易受lat的影响。蒙特卡洛检验结果可知(表4),纬度显著影响茎柔鱼群体的遗传多样性($P<0.05$)。

根据茎柔鱼种群平均遗传距离和地理距离(表5),进行空间遗传自相关分析,结果显示茎柔鱼群体的平均遗传距离与地理距离未出现显著相关性($r=-0.028$, $P>0.05$),说明不同地理位置的茎柔鱼群体存在频繁的基因流动,与 N_m 结果一致。

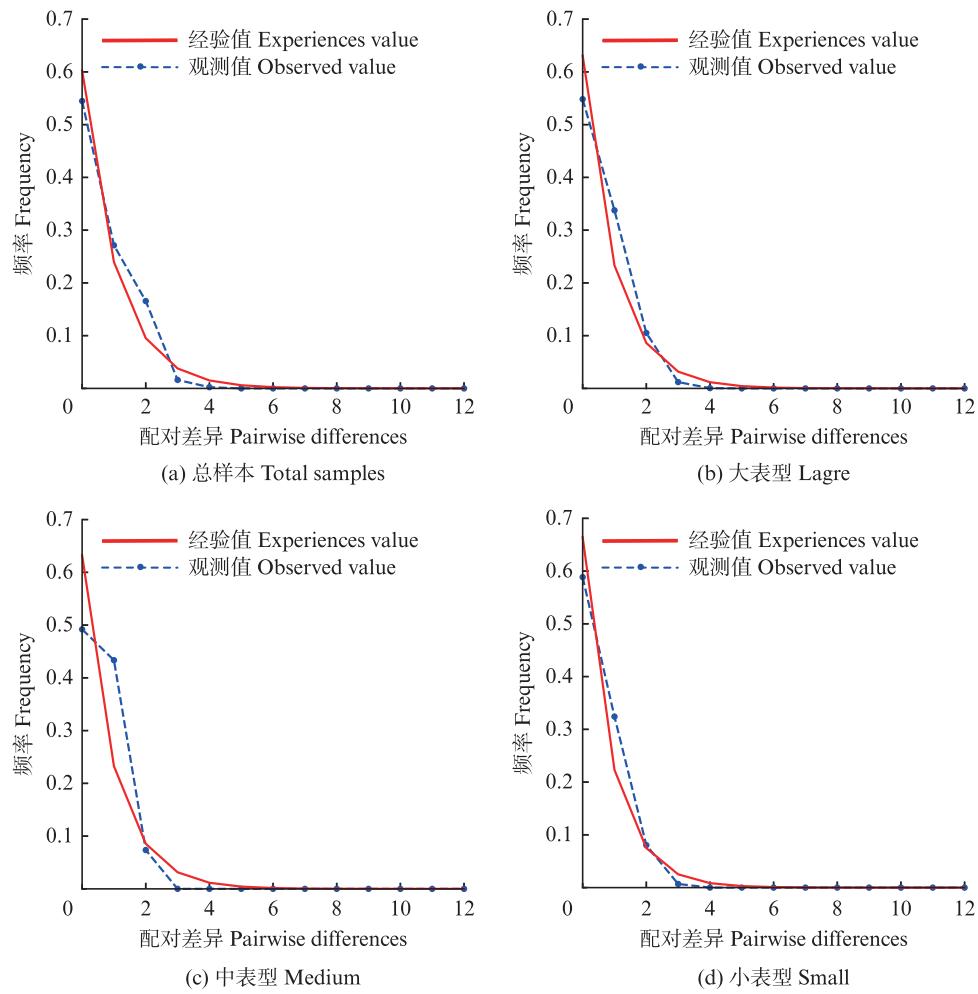


图2 茎柔鱼3个群体的错配分布曲线

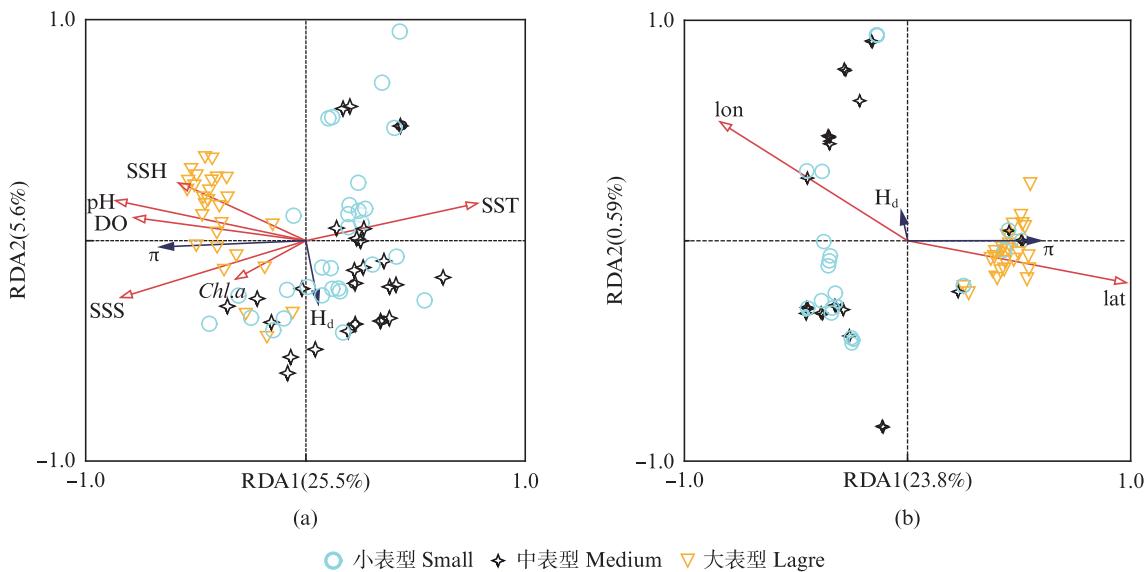
Fig. 2 Mismatch distribution graphs of the three populations of *Dosidicus gigas*

图3 遗传多样性变量与环境因子(a)和地理因子(b)的RDA分析

Fig. 3 RDA analysis of genetic diversity variables with environmental factors (a) and geographic factors (b)

表4 蒙特卡洛检验生境因子
Tab. 4 Habitat factors for Monte Carlo tests

| 生境因子 Habitat factors | 解释率 Interpretation rate/% | 贡献率 Contribution rate/% | F | P |
|-------------------------|------------------------------|----------------------------|------|-------|
| 纬度 lat | 23.0 | 94.1 | 26.2 | 0.002 |
| 经度 lon | 1.4 | 5.9 | 1.7 | 0.178 |
| 酸碱度 pH | 19.3 | 62.0 | 21.0 | 0.002 |
| 海表面盐度 SSS | 4.4 | 14.2 | 5.0 | 0.016 |
| 海表面温度 SST | 3.0 | 9.6 | 3.5 | 0.050 |
| 海表面高度 SSH | 2.7 | 8.8 | 3.3 | 0.064 |
| 溶解氧 DO | 0.9 | 2.9 | 1.1 | 0.334 |
| 叶绿素a质量浓度 Chl.a | 0.8 | 2.6 | 1.0 | 0.302 |

表5 群体间平均遗传距离(对角线下)和地理距离(km, 对角线上)
Tab. 5 Mean genetic distance (below diagonal) and geographic distance (km, above diagonal) between populations

| 表型 Phenotype | 大表型 Large | 中表型 Medium | 小表型 Small |
|--------------|-----------|------------|-----------|
| 大表型 Large | - | 2 360.47 | 2 212.14 |
| 中表型 Medium | 0.001 1 | - | 1 428.56 |
| 小表型 Small | 0.001 0 | 0.001 0 | - |

3 讨论

3.1 东南太平洋茎柔鱼种群的遗传多样性特点

茎柔鱼是中国鱿钓渔业重要的捕捞对象,其栖息环境多变复杂,研究东南太平洋3种表型群茎柔鱼的遗传多样性有助于揭示其适应性进化及种群动态,从而为资源管理和保护提供科学依据。线粒体CO I基因是研究动物种群遗传多样性和进化关系的常用标记基因,CO I基因变异率适中,能够反映种间和种内的遗传差异^[25],基于CO I基因的碱基对区域的条形码可以区分98%的海洋鱼类^[26],ALLCOCK等^[27]对爱尔兰斗蛸属(*Pareledone*)进行CO I基因测序发现,CO I基因序列能有效揭示其潜在物种的形成过程。本研究基于CO I基因序列发现,东南太平洋茎柔鱼种群均呈现高H_d低π的模式,这种模式多存在于具有广泛地理分布和快速扩张过的物种中,如沙蛸(*Amphioctopus aegina*)^[28]、太平洋褶柔鱼(*Todarodes pacificus*)^[29]等。通过中性检验和错配分布曲线分析种群历史动态,若Tajima's D和Fu's Fs值为负值,群体可能经历了扩张事件;若二者为正值,群体可能受到了瓶颈效应的影响^[30];群体错配分布曲线若呈现单峰,群体可能经历了扩张,若呈现多峰,群体大小可能不变或稳定^[31]。结果表明,茎柔鱼群体存在扩张事件,约在46 700年前的末次冰期。冰期海平面下

降^[32],温度较低,气候波动和海洋环流变化导致海洋生产力增强,为茎柔鱼种群提供了更多的食物资源和生存空间,从而推动种群快速扩张。

我们发现H1单倍型连接其他单倍型,是茎柔鱼群体的主单倍型,且N_m远远大于1,说明茎柔鱼种群间存在频繁的基因交流,这与刁乐等^[33]基于CO I基因分析东南太平洋茎柔鱼的遗传结构,发现各群体间具有显著的基因交流的结果一致。茎柔鱼是高度洄游的大洋性头足类,在其生命周期内会进行大规模迁徙,来满足不同生活阶段的栖息地需求^[34]。这种大规模的种群迁移和洄游行为会促进其基因交流的频率,进而改变种群遗传多样性。东太平洋赤道以南存在洋流的闭合环路,高纬度海域海水流向赤道,并在秘鲁海域形成上升流系统和秘鲁离岸流^[33],洋流的周期性循环,导致茎柔鱼在秘鲁沿岸会形成较为集中的产卵场^[35],同样促进种群间的基因交流。因此,可能由于频繁的迁移、种群历史扩张或栖息环境等因素影响,促使东南太平洋茎柔鱼群体间基因交流频繁,遗传差异较小,遗传多样性主要体现在群体内部。

3.2 生境因子对茎柔鱼种群遗传多样性的影响

遗传多样性是物种不断适应环境和进化的结果,遗传多样性越高,生物群体对环境的适应能力越强^[34],环境变化对物种地理分布、种群动态及遗传多样性有显著影响。本研究发现,SST、

SSS、pH、lat与茎柔鱼种群的遗传多样性显著相关,不同表型茎柔鱼对环境因子的敏感性存在差异,这可能与其栖息环境的差异有关。大表型群易受SSH的影响,其主要分布在易受秘鲁寒流和上升流影响的秘鲁海域,秘鲁寒流和上升流的冷水效应使海表温度降低、水体密度增加,最终导致秘鲁沿岸的SSH降低^[36]。SSH的波动会促使营养物质从深层海水向表层水域的输送,从而影响大表型群的食物来源。IGLESIAS等^[37]探讨营养对头足类水产养殖的影响时,发现食物的质量和类型会显著影响头足类的生长和繁殖。可见,SSH可以通过影响大表型群的摄食进而影响其生长和繁殖。小表型群易受SST的影响,其主要分布在阳光充足的赤道海域,东风带将暖水推向西太平洋,使西部水温升高,赤道太平洋海域的水温呈现西高东低的分布。温度梯度能影响小表型群的分布和迁徙,温暖水域具有丰富的初级生产力(如浮游生物和小鱼群),为小表型群提供了充足的食物来源,使小表型群更易分布在温暖的赤道海域^[38]。余为等^[39]分析环境因子对小表型群分布的影响时,发现赤道海域因光照强度较高,赤道海域适宜SST范围明显高于秘鲁、智利外海渔场,从而导致SST对小表型群的空间分布有显著影响。中表型群无明显影响因子,中表型群分布广泛,与其他群体混合分布,可能导致其拥有较强的环境适应能力。

此外,研究还发现,茎柔鱼种群的遗传距离基本不受地理距离的影响,可能是由于茎柔鱼种群频繁的基因流动,减弱了地理距离对遗传距离的影响。一般来说,海洋生态系统由于缺乏明显的物理屏障来阻碍种群间的游动和基因交流,海洋生物通常被认为没有明显的地理分化^[40]。东南太平洋海域受到秘鲁寒流和厄尔尼诺现象的影响,形成了丰富的营养环境和浮游生物资源,促使茎柔鱼可以在不同季节进行广泛的移动和迁徙,且在适宜的环境下交配和繁殖^[41-42]。GILLY等^[43]探究东南太平洋茎柔鱼的洄游路径时,发现茎柔鱼在加利福尼亚半岛西部沿岸产卵,夏、秋季向北加利福尼亚海流系统索饵洄游^[44],秋季末或冬季初则返回墨西哥沿岸产卵^[45]。茎柔鱼广泛的洄游和繁殖促进了种群间的基因交流,进而弱化了地理距离对遗传距离的影响。因此,茎柔鱼的遗传多样性更多地受到环

境因子的影响,环境因子可能通过影响茎柔鱼的分布、产卵、摄食等^[46],进一步影响茎柔鱼的表型和环境适应能力,进而影响种群的遗传多样性。

4 总结

本研究利用线粒体CO I基因研究东南太平洋3种表型群茎柔鱼的遗传多样性,并分析了生境因子与其遗传多样性的关系,以期更好地理解茎柔鱼的环境适应能力和制定有效的保护策略。研究表明,大、中、小3种表型群茎柔鱼间不存在显著的遗传分化,遗传变异大多存在于群体内,群体之间有频繁的基因交流;茎柔鱼的表型及遗传多样性与生境因子密切相关,不同表型群体在不同的生境条件下呈现不同的适应能力,其中SST、pH、SSS、lat等生境因子对茎柔鱼种群的遗传多样性存在显著影响。综上所述,在开发和管理茎柔鱼种群时,应当综合考虑茎柔鱼表型、分布及栖息环境的不同,以制定更加合理的利用和保护策略。未来的研究应当继续深入探讨环境变化(如不同群体的季节性分布和栖息深度等)对茎柔鱼表型的影响,并通过多样化的遗传标记方法和分析技术进一步揭示环境因子与茎柔鱼遗传多样性之间的复杂关系。

作者声明本文无利益冲突。

参考文献:

- [1] ARKHIPKIN A I, RODHOUSE P G K, PIERCE G J, et al. World squid fisheries [J]. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 2015, 23(2): 92-252.
- [2] ROSAS-LUIS R, SALINAS-ZAVALA C A, KOCH V, et al. Importance of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California [J]. *Ecological Modelling*, 2008, 218(1/2): 149-161.
- [3] 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]. *Fisheries Research*, 2001, 54(1): 21-32.
- [4] NIGMATULLIN C M, NESIS K N, ARKHIPKIN A I. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) [J]. *Fisheries Research*, 2001, 54(1): 9-19.
- [5] WALUDA C M, YAMASHIRO C, RODHOUSE P G. Influence of the ENSO cycle on the light-fishery for *Dosidicus gigas* in the Peru Current: an analysis of

remotely sensed data [J]. *Fisheries Research*, 2006, 79 (1/2): 56-63.

[6] 陆鑫一, 武孝慈, 徐丽杰, 等. 秘鲁外海茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 渔场的时空分布与海表温度的关系分析 [J]. *海洋湖沼通报*, 2024, 46(2): 98-108.

LU X Y, WU X C, XU L J, et al. Relationship between spatial and temporal distribution of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* off Peru and sea surface temperature [J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2024, 46 (2): 98-108.

[7] VELLEND M. Island biogeography of genes and species [J]. *The American Naturalist*, 2003, 162(3): 358-365.

[8] VELLEND M, GEBER M A. Connections between species diversity and genetic diversity [J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(7): 767-781.

[9] RIGINOS C, LIGGINS L. Seascape genetics: populations, individuals, and genes marooned and adrift [J]. *Geography Compass*, 2013, 7(3): 197-216.

[10] IBÁÑEZ C M, ARGÜELLES J, YAMASHIRO C, et al. Spatial genetic structure and demographic inference of the Patagonian squid *Doryteuthis gahi* in the south-eastern Pacific Ocean [J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2012, 92(1): 197-203.

[11] ROBERTS M J, SAUER W H H. Environment: The key to understanding the South African chokka squid (*Loligo vulgaris reynaudii*) life cycle and fishery? [J]. *Antarctic Science*, 1994, 6(2): 249-258.

[12] GIENAPP P, TEPLITSKY C, ALHO J S, et al. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses [J]. *Molecular Ecology*, 2008, 17(1): 167-178.

[13] HICKERSON M J, CARSTENS B C, CAVENDER-BARES J, et al. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000 [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010, 54(1): 291-301.

[14] 徐豪, 梁绪虹, 王从丛, 等. 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 [J]. *南方水产科学*, 2022, 18(1): 153-159.

XU H, LIANG X H, WANG C C, et al. Population genetic structures of *Dosidicus gigas* in Southeast Pacific Ocean based on mitochondrial NADH dehydrogenase subunit 2 gene [J]. *South China Fisheries Science*, 2022, 18(1): 153-159.

[15] 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.

YAN J, XU Q H, CHEN X J, et al. Primary studies on the population genetic structure of *Dosidicus gigas* in the high seas of eastern Pacific Ocean [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2011, 35(11): 1617-1623.

[16] 刘连为, 许强华, 陈新军, 等. 基于线粒体DNA分子标记的东太平洋茎柔鱼群体遗传多样性比较分析 [J]. *水产学报*, 2013, 37(11): 1618-1625.

LIU L W, XU Q H, CHEN X J, et al. Comparative analysis of genetic diversity of *Dosidicus gigas* from eastern Pacific Ocean based on molecular markers of mitochondrial DNA [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2013, 37(11): 1618-1625.

[17] 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.

[18] ROZAS J, FERRER-MATA A, SÁNCHEZ-DELBARRIO J C, et al. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2017, 34(12): 3299-3302.

[19] 徐豪. 基于分子标记的东南太平洋茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 种群结构研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2021.

XU H. Population structure of *Dosidicus gigas* in the Southeast Pacific based on molecular markers [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2021.

[20] 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]. *Molecular Ecology Resources*, 2010, 10(3): 564-567.

[21] ROGERS A R, HARPENDING H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1992, 9(3): 552-569.

[22] SÁNCHEZ G, TOMANO S, YAMASHIRO C, et al. Population genetics of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the northern Humboldt Current system based on mitochondrial and microsatellite DNA markers [J]. *Fisheries Research*, 2016, 175: 1-9.

[23] 田伊林. 伊犁河源头溪流四节蜉种类多样性及其分布格局研究 [D]. 长春: 东北师范大学, 2022.

TIAN Y L. Biodiversity and distribution pattern of *Genus baetis* in headwater streams of the ili river [D]. Changchun: Northeast Normal University, 2022.

[24] ŠMILAUER P, LEPŠ J. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5 [M]. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2014: 15-38.

[25] 徐颖琪, 梁绪虹, 陈新军, 等. 基于 *CO I* 基因构建西北太平洋常见鱼类DNA条形码参考数据库 [J]. *上海海洋大学学报*, 2024, 33(4): 823-835.

XU Y Q, LIANG X H, CHEN X J, et al. Construction of DNA barcode reference database of common fish in Northwest Pacific Ocean based on *CO I* gene [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2024, 33(4): 823-835.

[26] WARD R D, HANNER R, HEBERT P D N. The

campaign to DNA barcode all fishes, FISH-BOL [J]. *Journal of Fish Biology*, 2009, 74(2): 329-356.

[27] ALLCOCK A L, BARRATT I, ELÉAUME M, et al. Cryptic speciation and the circumpolarity debate: A case study on endemic Southern Ocean octopuses using the COI barcode of life [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2011, 58 (1/2) : 242-249.

[28] SUN C L, YAN J, HOU L, et al. Mitochondrial COI sequences revealed shallow but significant divergences among *Amphioctopus aegina* (Octopoda, Octopodidae) populations in coastal waters of China [J]. *Israeli Journal of Aquaculture-Bamidgeh*, 2022, 74: 1-11.

[29] KIM J Y, YOON M G, MOON C H, et al. Morphological and genetic stock identification of *todarodes pacificus* in Korean Waters [J]. *Journal of the Korean Society of Oceanography*, 2013, 18 (3) : 131-141.

[30] TAJIMA F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism [J]. *Genetics*, 1989, 123(3): 585-595.

[31] EXCOFFIER L. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model [J]. *Molecular Ecology*, 2004, 13 (4): 853-864.

[32] LAMBECK K, ESAT T M, POTTER E K. Links between climate and sea levels for the past three million years [J]. *Nature*, 2002, 419(6903): 199-206.

[33] 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, 42(3): 266-276.

DIAO L, SONG W, JIANG K J, et al. Population genetic structure of *Dosidicus gigas* based on mitochondrial *CO I* gene sequence in the southeastern Pacific [J]. *Marine Fisheries*, 2020, 42(3): 266-276.

[34] ZHANG J P, LIU Z, ZHANG B, et al. Genetic diversity and taxonomic status of *Gymnocypris chilianensis* based on the mitochondrial DNA cytochrome *b* gene [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2015, 14 (3) : 9253-9260.

[35] 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]. *Fisheries Research*, 2001, 54(1): 33-50.

[36] COLAS F, MCWILLIAMS J C, CAPET X, et al. Heat balance and eddies in the Peru-Chile current system [J]. *Climate Dynamics*, 2012, 39(1): 509-529.

[37] IGLESIAS J, FUENTES L, VILLANUEVA R. Cephalopod culture [M]. New York: Springer, 2014: 77-95.

[38] OESTERWIND D, BARRETT C J, SELL A F, et al. Climate change-related changes in cephalopod biodiversity on the North East Atlantic Shelf [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2022, 31(5): 1491-1518.

[39] 余为, 方星楠, 陈新军, 等. 赤道海域茎柔鱼栖息地月间分布及与环境因子的关联 [J]. *水产学报*, 2022, 46 (12): 2315-2329.

YU W, FANG X N, CHEN X J, et al. Monthly spatio-temporal distribution of potential habitat of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the Equator and its relationship with environmental factors [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2022, 46(12): 2315-2329.

[40] 徐磊, 季莹莹, 黎红, 等. 基于线粒体 *CO I* 基因的南海浮游介形类斜突浮萤 (*Proceroechia procera*) 单倍型与种群遗传结构研究 [J]. *生态科学*, 2019, 38(5): 15-22.

XU L, JI Y Y, LI H, et al. Genetic structure and haplotype pattern of marine planktonic ostracod *Proceroechia procera* from the South China Sea based on the mitochondrial *CO I* gene [J]. *Ecological Science*, 2019, 38(5): 15-22.

[41] PIERCE G J, VALAVANIS V D, GUERRA A, et al. A review of cephalopod-environment interactions in European Seas [J]. *Hydrobiologia*, 2008, 612 (1) : 49-70.

[42] RODHOUSE P G. Effects of environmental variability and change on cephalopod populations: an Introduction to the CIAC '09 Symposium special issue [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2010, 67(7): 1311-1313.

[43] GILLY W F, ELLIGER C A, SALINAS C A, et al. Spawning by jumbo squid *Dosidicus gigas* in San Pedro Martir Basin, Gulf of California, Mexico [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 313: 125-133.

[44] 胡贯宇, 方舟, 陈新军. 东太平洋茎柔鱼生活史研究进展 [J]. *水产学报*, 2018, 42(8): 1315-1328.

HU G Y, FANG Z, CHEN X J. Review on the life history of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Eastern Pacific Ocean [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2018, 42(8): 1315-1328.

[45] FIELD J C, ELLIGER C, BALTZ K, et al. Foraging ecology and movement patterns of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the California Current System [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2013, 95: 37-51.

[46] GUERREIRO M F, BORGES F O, SANTOS C P, et al. Impact of climate change on the distribution and habitat suitability of the world's main commercial squids [J]. *Marine Biology*, 2023, 170(10): 129.

Population genetic diversity of *Dosidicus gigas* in the Southeastern Pacific Ocean and its relationship with habitat factors

GOU Qianbo¹, WANG Congcong^{1,2,3,4}, LI Gang^{1,2,3}, LIANG Xuhong¹, PENG Zukun¹

(1. College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China; 3. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China; 4. Marine Biomedical Science and Technology Innovation Platform of Lin-gang Special Area, Shanghai 201306, China)

Abstract: To explore the genetic diversity of *Dosidicus gigas* in the Southeastern Pacific Ocean and its relationship with environmental factors, this study analyzed the genetic diversity of three phenotypic groups (large, medium, and small) and the impact of environmental factors using mitochondrial *CO I* gene data, redundancy analysis (RDA), and Mantel tests. The results showed that the overall haplotype diversity (H_d) of *D. gigas* populations was 0.455, while nucleotide diversity (π) was 0.001 1, indicating high H_d and low π . The genetic differentiation coefficient (F_{st}) between populations was less than 0.05, gene flow (N_m) was greater than 1, and within-group variation accounted for 99.14% of the total. Genetic data suggested that the populations underwent a historical expansion event approximately 46 700 years ago. RDA and Mantel test results indicated a weak correlation between geographical distance and mean genetic distance, while latitude (lat), sea surface temperature (SST), sea surface salinity (SSS), and pH were significant environmental factors influencing the genetic diversity of *D. gigas* populations ($P<0.05$). Furthermore, the distribution of different phenotypic groups was influenced by distinct environmental factors. The study concluded that there was no significant genetic differentiation among the three phenotypic groups of *D. gigas*, but environmental factors had a significant impact on their genetic diversity. This research provides valuable reference data for the conservation and management of *D. gigas* populations.

Key words: *Dosidicus gigas*; genetic diversity; habitat factors; *CO I* gene; the Southeastern Pacific Ocean