

文章编号: 1004 - 7271(2006)02 - 0228 - 06

·综述·

头足类种群鉴定方法研究进展

陈新军, 刘金立, 许强华

(上海水产大学海洋学院, 上海 200090)

摘要:头足类不仅是重要的经济软体动物,同时在海洋生态系中扮演着重要的角色。其开发和利用已引起世界各国和地区的重视。从形态学、生态学、生物化学以及分子遗传学等方面,较为系统地阐述了世界各国在头足类种群鉴定方面的研究现状。分析认为,头足类种群结构的研究在世界范围内已经取得了很大的进展,传统的形态学和生态学方法为其鉴定提供了基本的手段,其中利用耳石对其生长和产卵季节等进行推算当前研究的主要手段之一。生物化学技术和分子遗传学标记的应用,为其研究提供了新的思路。分析认为,头足类种群鉴定还应结合其基础生物学,特别是分类学、生活史和洄游分布等方面的内容。

关键词:头足类;种群结构;鉴定方法

中图分类号:S 931 文献标识码:A

Current status and prospects of identification methods on the Cephalopod population

CHEN Xin-jun, LIU Jin-li, XU Qiang-hua

(College of Marine Science and Technology, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China)

Abstract: Cephalopod belongs to an important economic mollusk and also plays an important role in the marine ecological system. Its exploitation and utilization have been recognized in the world. In this paper, the current study about the population identification method for cephalopod has been discussed from the aspects of morphology, ecology, biochemistry and molecular genetics in details, the results show that the great progress has been made in the world. The traditional methods such as morphology and ecology have provided basic tools for identifying the cephalopod structure, in which the way based on statolith aging has become important. However, the application of biochemistry and molecular genetics has provided for the new ways. The results also indicate that the population identification for cephalopod may be combined with its basic biology, especially in taxonomy, history and migration.

Key words: Cephalopod; population structure; identification methods

头足类是软体动物门的重要类群,广泛分布在世界三大洋及南极海域,不仅具有很高的经济价值,而且在海洋生态中占有重要地位。头足类共有 2 亚纲、11 目、50 科、154 属约 718 种^[1]。上世纪 70 年代以来,由于世界传统经济种类资源的普遍衰退,处在食物链低端的头足类资源引起了世界各国和地区的

收稿日期:2005-10-11

基金项目:上海市教委曙光计划“印度洋西北公海海域鳃乌贼的生物学研究”(05-11);上海市重点学科捕捞学(T1101)资助

作者简介:陈新军(1967-),男,浙江义乌人,教授,博士生导师,主要从事远洋渔业资源开发和利用、渔业遥感和渔业 GIS 及其渔业资源经济学方面的研究。E-mail: xjchen@sbfu.edu.cn

重视。据 FAO 统计,2000 年以来,世界头足类产量约为 310×10^4 t 以上^[2],主要为柔鱼科(Ommastrephidae)、乌贼科(Sepiidae)、枪乌贼科(Loliginidae)和章鱼科(Octopodidae)。头足类通常具有生长快、生命周期短的特点,同时种类繁多、种群结构也较为复杂。因而,研究头足类的种群结构,对于保护、合理开发头足类资源有着相当重要的意义。本文从形态学方法、生态学方法、生物化学方法以及分子遗传学方法等方面,阐述世界各国在头足类种群鉴定方面的研究现状,为我国在该领域的研究提供借鉴和参考。

1 形态学方法

形态学方法为鉴别种群的传统方法,它对分节特征、体型(度量)特征和解剖学特征的测量和鉴定,依据这些特征的差异程度来划分种群。在头足类种群鉴定中,其耳石、内壳、齿舌、外套膜等形态学特征均得到一定程度上的应用。但种类不同,其适宜的形态学特征鉴定材料也可能不同。例如,Clarke^[3]、Nixon^[4]等利用内壳、耳石、齿舌及其它外部形质(外套膜花纹、腕长和体形等),配合解剖学和胚胎发育学的特性来分析乌贼属(*Sepia*)的系统分类;Khromov^[5]依照其外形特征将乌贼属分为 6 个种。

硬组织(如耳石等)是较好的生物分类材料之一,利用耳石的生长轮纹宽度、清晰度、标记轮有无、微量元素含量、同位素的比率等,可以较为方便地鉴别头足类的不同种群^[6-10]。Natsukari^[11]利用耳石推算剑尖枪乌贼(*Photololigo edulis*)的孵化期,区分了暖水性和冷水性两个种群。Arguelles 等^[12]利用胴长、耳石的日增长量及其亮纹带,对秘鲁海域的茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)种群结构进行了分析,认为可分为胴长小于 490 mm 和大于 520 mm 的两个种群,它们的最大年龄分别为 220 d 和 354 d;根据推算,一个种群大约在秋冬季产卵,并于春夏季补充到渔业,另一个种群约在春夏季产卵,在秋冬季补充到渔业。Alexander^[13]认为,分布在大洋和大陆架的阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*),它们的耳石结构(生长环的颜色、清晰度等)存在着显著的稳定性差异。

利用形态的度量特征及其比例的变动,并结合数学统计模型来研究头足类的种群结构也得到一定程度上的应用。如 Pierce 等^[14]利用胴体和角质颚的度量特征数据,并结合多变量的统计分析方法,成功地应用于亚速尔群岛周边海域福氏枪乌贼(*Loligo forbesi*)的种群研究,认为它是来源于欧洲大陆的枪乌贼种群;Boyle 等^[15]、Mangold 等^[16]利用胴长、腕长以及头重和体重等形态学特征数据及其比例的变动分别对尖盘爱耳斗蛸(*Eledone cirrhosa*)、真蛸(*Octopus vulgaris*)种群结构进行了研究。Brunetti 等^[17]对利用耳石的总长、丘部长和宽、吻部长、翼宽等特征,对分布在西南大西洋海域的阿根廷滑柔鱼夏生群和北巴塔哥尼亚群进行了对比研究,发现雌雄个体之间、同一性别不同群体间耳石度量特征有着显著差异。陈新军等^[18]根据胴长、鳍长、鳍宽、眼径、右 1 腕长、右 2 腕长、右 3 腕长、右 4 腕长和右触腕穗长 9 个形态特征指标值,利用变权聚类法,将西北太平洋 165 °E 以西海域的柔鱼(*Ommastrephes bartrami*)划分为两个种群,其形态特征值差异显著。杨德康^[19]根据拖网兼捕的渔获物个体大小,将分布在亚丁湾附近海域的鸢乌贼(*Symplectoteuthis oualaniensis*),初步分成春生群、夏生群和秋生群三个繁殖种群;叶旭昌等^[20]根据印度洋西北部海域鱿钓船钓捕的鸢乌贼渔获个体组成,初步判断其存在大中小 3 个种群。

但是,在研究中发现,形态学分类特征描述头足类物种的地理变异存在一些缺陷,如一些形态特征易受到生物和非生物等外部环境条件,以及人为和捕捞因素的影响。例如,通过对西南大西洋海域阿根廷滑柔鱼 4 个产卵群体的外套膜宽度和厚度、肉鳍和头部的长和宽、腕长、触腕和触腕吸盘的直径,以及茎化腕、齿舌的形态和精囊复合体结构的检测表明:绝大多数形态学特征在这些季节性群体中表现为重叠性变化,仅有精囊腺的大小存在着显著性的差异,夏生群比秋生群和冬生群大约 1.5 倍。但是这一差别与不同群体的生长状况有关,不是一个稳定的标记^[21]。Nigmatullin 认为^[21],形态学研究在阿根廷滑柔鱼种群鉴定方面的作用有限。由于形态学特征易于测定,仍被广泛应用于头足类的种群研究中,初步认为头足类的硬质组织(如内壳、角质颚和耳石等)要比软质组织(如腕足、触腕和外套部等)更适合于种群的鉴定,并更为有效^[22]。

2 生态学方法

生态学种群鉴定方法通常包括了不同生态条件下种群的生活史及其参数的差异性比较,如生殖指标、生长指标、年龄指标、洄游分布、寄生虫以及种群数量变动等。这些生态离散性和差异性产生于时间和空间的不均匀性^[23],其中生殖及分布区的隔离往往成为判别种群的最重要标志。

根据头足类性成熟时产卵特性、产卵季节和性成熟时个体大小等, Augustyn 等^[24]对南非沿岸海域真枪乌贼(*Loligo vulgaris reynaudii*)的种群结构进行了研究。Segawa 等^[25]根据产卵模式对冲绳(Okinawa)浅海海域莱氏拟乌贼(*Sepioteuthis lessoniana*)种群结构进行了研究,认为该海域的莱氏拟乌贼不止存在一个种群。Boyle 等^[26]和 Dunning^[27]依据补充群体的模式分别对福氏枪乌贼和柔鱼种群结构进行了研究。Bower 等^[28]根据渔获物中寄生虫的不同,对北太平洋海域柔鱼种群进行了划分; Roper 等^[29]、Norman^[30,31]等根据头足类的行为和体色变动模式,对 *Octopus spp.* 种群进行了研究。

此外,还有根据地理分布的不同进行种群的鉴定与划分。Allmon^[32]认为在不同区域中,孤立的头足类物种产生至少包括形成、持续和分化三个阶段,才能产生不同的地理种群。分布在新西兰周边海域的双柔鱼被划分为两个地理种群:南部海域为新西兰双柔鱼(*Nototodarus sloani*),新西兰北部和澳洲南部海域为澳洲双柔鱼(*Nototodarus gouldi*),分析认为这两个种群是由于地理分布隔离所形成的^[33]。Araya^[34]、Bravo de Laguna^[35]、Coelho 和 O'Dor^[36]等也依据地理分布的不同,分别对分布在日本周边海域的太平洋褶柔鱼(*Todarodes pacificus*)、撒哈拉附近海域真蛸和东北大西洋海域滑柔鱼(*Illex illecebrosus*)等的种群结构进行了研究。

3 生物化学方法

目前,用于头足类种群鉴定的生物化学方法主要为同工酶电泳技术。同工酶标记可以从蛋白质水平上反应生物的变异情况,通过比较基因表达产物——蛋白质的异同来探讨物种的遗传变异情况,从而进行种群的鉴定。如 Gathwaite 等^[37]对皮氏枪乌贼(*Loligo pealei*)和普氏枪乌贼(*Loligo plei*)进行了研究,认为它们在同工酶水平上存在着明显差异;新西兰双柔鱼和澳洲双柔鱼的同工酶水平差异性也较为明显^[33];真枪乌贼(*Loligo vulgaris*)和好望角枪乌贼(*Loligo reynaudi*)分别生活在非洲西北部和南部,形态学上虽无差异,但同工酶分析表明彼此间的差别是亚种水平的,并且推断南部非洲西部的寒冷且溶解氧缺乏的水域可能是造成种群地理隔离的原因^[38]。此外,该技术也成功地应用于西南大西洋海域的阿根廷滑柔鱼^[39,40]、巴塔哥尼亚枪乌贼(*Loligo gahi*)^[41,42]、东北大西洋海域福氏枪乌贼^[43]和贝乌贼(*Beryteuthis magister*)^[44]的种群鉴定中。

目前,采用同工酶电泳技术研究的 20 多种头足类中,绝大多数种类的遗传多样性都相当低,其原因可能是该技术的局限性所造成的^[45],可能主要适用于种或种以上头足类的鉴定^[46,47]。

4 分子遗传学方法

近年来,随着分子生物学技术的迅速发展,相继建立了限制性片段长度多态性(RFLP)、随机扩增多态性(RAPD)、DNA 指纹、微卫星 DNA、线粒体 DNA 序列多态性、单链构象多态性(PCR-SSCP)等 DNA 分子标记。这些分子遗传学标记已经逐渐应用于头足类动物的种群结构及遗传多样性的研究之中。

4.1 限制性片段长度多态性

限制性片段长度多态性(Restriction Fragment Length Polymorphism, RFLP)是指用限制性内切酶酶切不同个体基因组 DNA 后,含同源序列的酶切片段在长度上的差异,其差异的检测是利用标记的同源序列 DNA 片段作为探针(即 RFLP 标记)进行分子杂交,再通过放射性自显影(或非同位素技术)实现的。该方法在头足类种群结构研究中也得到了部分应用,如 Norman 等^[48]采用 mtDNA RFLP 对东北大西洋海域

福氏枪乌贼的遗传多样性及其种群结构进行了研究。Herke 等^[49]采用 RFLP 生物标记对西北大西洋和墨西哥湾的皮氏枪乌贼和普氏枪乌贼的种群结构进行了研究; Maria 等^[50]采用核苷酸序列和 PCR-RFLP 相结合的方法对 7 种头足类的种群进行研究, 同时还对 17 种头足类进行了种类鉴定。

4.2 微卫星 DNA

微卫星 (Microsatellite) 指以几个 (1~6 bp) 核苷酸为单位的多次串联重复序列, 也称为简单重复序列 (Single sequence repeats, SSR), 广泛分布于真核生物基因组中。由于具有多态性高、共显性遗传、极其活跃的突变率、易于检测、重复性好等优点, 微卫星 DNA 分子标记被广泛地应用于头足类种群鉴定中。Shaw^[51]利用多态性微卫星标记研究东北大西洋福氏枪乌贼种群的遗传多样性; Adcock 等^[52]利用从阿根廷滑柔鱼中筛选出的多态性微卫星标记, 对滑柔鱼属的滑柔鱼、阿根廷滑柔鱼和科氏滑柔鱼进行了分析, 其中阿根廷滑柔鱼的平均杂合度观测值为 0.76, 而用同工酶电泳技术分析得到的平均杂合度观测值仅为 0.011。Michael 等^[53]利用 6 个微卫星位点对皮氏枪乌贼种群结构的遗传多样性进行了研究。Kassahn 等^[54]利用同工酶电泳技术、微卫星等位基因技术和线粒体细胞色素氧化酶 III (cytochrome oxidase III) 基因核苷酸序列测定相结合的方法对澳大利亚海域伞膜乌贼 (*Sepia apama*) 种群结构进行研究, 认为澳大利亚海域东海岸至西海岸存在两个独立的地理种群; Shaw 等^[55]对巴塔哥尼亚附近海域的巴塔哥尼亚枪乌贼在季节和地理分布上的产卵群体中是否存在不同种群进行了微卫星 DNA 多态性研究。

4.3 随机扩增片段长度多态性及其它方法

随机扩增片段长度多态性 (Random Amplified Polymorphic DNA, RAPD 标记) 是利用单一的 10 个碱基寡核苷酸作为引物, 对基因组进行 PCR 扩增, 经琼脂糖凝胶电泳来检测 DNA 序列多态性, 可用于种质资源的鉴定及分类、目标性状基因分子标记、遗传图谱的快速构建、物种亲缘关系鉴定等研究。该方法在头足类种群研究中得到初步的应用, 如 Chester 等^[56]为了验证在福克兰群岛周围海域的强壮桑椹乌贼 (*Moroteuthis ingens*) 是否存在一个独立的随机交配种群, 采用 RAPDs 技术对该种类的种群进行了研究。

其它的分子生物学方法如单链构象多态性、双链构象多态性、扩增片段长度多态性 (Amplified Fragment Length Polymorphism, AFLP) 等也都是物种亲缘关系和系统发生关系研究的一些重要工具, 但是它们在头足类种群结构和遗传变异的研究中还没有得到应用。

5 结束语

传统的形态学和生态学方法为头足类种群鉴定提供了基本的手段, 运用头足类耳石的生长轮, 对其年龄、生长和产卵期、产卵地等进行推算当前研究的主要手段, 而生物化学技术和分子遗传学标记的应用, 为头足类种群的研究提供了一些新的思路, 同时增加了研究头足类种类及它们各个种群的知识^[57]。对于寿命短、生长发育快的头足类而言, 其种群结构与个体的生长率、发育状况、繁殖一样, 都与海洋环境因子有关, 因而, 在种群结构的研究中应该结合环境因子数据, 如水温、盐度、海流等。研究表明, 大洋性的柔鱼类因繁殖季节的不同通常可以分为几个繁殖种群, 种群结构较为复杂; 而浅海性的乌贼类和蛸类种群结构比较简单, 多数种类只有一个繁殖种群^[58]。

对头足类的形态学分析, 不仅要依赖于传统方法 (软体部的测量), 而且要重视对坚硬组织 (如耳石, 齿舌, 内壳和角质额等) 的结构研究, 同时与分子遗传学标记相结合, 才能较好地反映出种群的特征和变异。此外, 还应加强对头足类的基础生物学, 特别是分类学、生活史方面 (如产卵个体、幼体的生长模式和栖息环境)、种群洄游分布等问题的研究。

参考文献:

- [1] Nesis K N. Distribution of recent cephalopod and implications for plio-pleistocene events[A]. In: Coleoid cephalopods through time[C], 2003. 199 - 224.
- [2] Food and Agriculture Organization. FAO Yearbook of Fisheries Statistics[Z]. 2002. Vol.83.
- [3] Clarke M R. The value of statolith shape for systematics, taxonomy, and identification[A]. In: Systematics and Biogeography of Cephalopods, Smithsonian Contributions to Zoology[C], 1998, 586:69 - 76.
- [4] Nixon M. The radulae of cephalopoda[A]. In: Systematics and Biogeography of Cephalopods, Smithsonian Contributions to Zoology[C]. 1998, 586: 39 - 53.
- [5] Khromov D N. Distribution patterns of Sepiidae[A]. In: Systematics and Biogeography of Cephalopods. Smithsonian Contributions to Zoology[C], 1998, 586: 191 - 206.
- [6] Arkhipkin K, Bizikov V A. Statolith shape and microstructure in studies of systematics, age and growth in planktonic paralarvae of gonatid squids (Cephalopoda, Oegopsida) from the western Bering Sea[J]. J Plankton Res. 1997, 19(12): 1993 - 2030.
- [7] Clarke M P. The cephalopod statolith an introduction to its form[J]. J Mar Biol UK, 1978. 58: 701 - 712.
- [8] Zhang Z, Beamish R J. Use of statolith microstructure to study life history of juvenile Chinook salmon in the Strait of Georgia in 1995 and 1996[J]. Fish Res. 2000, 46:239 - 250.
- [9] Izumi N, Raita I. Ecological study of the migration of eel by synchrotron radiation induced X-ray fluorescence imaging of statoliths [J]. Spectrochimica Acta Part B, 1999, 54:167 - 170.
- [10] Yatsu A, Mori J. Early growth of the autumn cohort of neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific Ocean[J]. Fish Res. 2000, 45: 189 - 194.
- [11] Natsukari Y, Nakanose T, Oda K. Age and growth of the loliginid squid *Photololigo edulis* (Hoye, 1885)[J]. J Exp Mar Biol Ecol. 1988, 116: 177 - 190.
- [12] Arguelles J, Rodhouse P G, Villegas P, et al. Age growth and population structure of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters[J]. Fish Res, 2001: (54), 51 - 61.
- [13] Alexander A. Age, growth, stock structure and migratory rate of pre-spawning short-finned squid *Illex argentinus* based on statolith aging investigations[J]. Fish Res, 1993, 16: 313 - 338.
- [14] Pierce G J, Thorpe R S, Hastie L C, et al. Geographic variation in *Loligo forbesi* in the northeast Atlantic: Analysis of morphometric data and tests of causal hypotheses[J]. Mar Biol, 1994, 119:541 - 547.
- [15] Boyle P R, Mangold K, Ngoile M. Biological variation in *Eledone cirrhosa* (Cephalopoda: Octopoda): simultaneous comparison of North Sea and Mediterranean populations[J]. Malacologia. 1988, 29:77 - 87.
- [16] Mangold K M, Hochberg F G. Defining the Genus *Octopus*: redescription of *Octopus vulgaris*[J]. Bull Mar Sci, 1991, 49: 665.
- [17] Branetti N E, Ivanovic M L. Distribution and abundance of early stages of squid (*Illex argentinus*) in the south-west Atlantic[J]. ICES J Mar Sci, 1992, 49: 175 - 183.
- [18] 陈新军, 田思泉, 叶旭昌. 西北太平洋柔鱼种群的聚类分析[J]. 上海水产大学学报, 2002, 11(4):335 - 341.
- [19] 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.
- [20] 叶旭昌, 陈新军. 印度洋西北海域鸢乌贼生物学特性初步研究[J]. 上海水产大学学报, 2004, 13(4):316 - 322.
- [21] Nigmatullin Ch M. Mass squids of the south-west Atlantic and brief synopsis of the squid (*Illex argentinus*) [J]. Frente Maritimo, 1989, 5(A): 71 - 81.
- [22] Borges T C. Discriminate analysis of geographic variation in hard structures of *Todarodes sagittatus* (Lamarek 1798) from North Atlantic Ocean [A]. ICES Shell Symposium Paper [C], 1990, 44.
- [23] 陈新军. 渔业资源与渔场学[M]. 北京:海洋出版社, 2004. 22 - 23.
- [24] Augustyn C J, Roel B A, Cochrane K L. Stock assessment in the chokka squid *Loligo vulgaris reynardii* fishery off the coast of South Africa[A]. In: Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology[C], Tokyo: Tokai University Press. 1993. 3 - 14.
- [25] Segawa S, Hirayama S, Okutani T. Is *Sepioteuthis lessoniana* in Okinawa a single species? [A]. In: Recent advances in cephalopod fisheries biology[C]. Tokyo: Tokai University Press. 1993, 513 - 521.
- [26] Bolye P R, Ngoile M A K. Population variation and growth in *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) from Scottish waters[A]. In: Recent advances in cephalopod fisheries biology[C], Tokyo: Tokai University Press. 1993, 49 - 59.
- [27] Dunning M C. Summer populations of *Ommastrephes bartramii* (Lesuer, 1821) and *Todarodes filippovae* Adam, 1975 (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Tasman Sea[A]. In: Recent advances in cephalopod fisheries biology[C]. Tokyo: Tokai University Press. 1993, 97 - 118.
- [28] Bower S M, Margolis L. Potential use of helminth parasites in stock identification of flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in North Pacific waters [J]. Can J Zool, 1990, 69:1124 - 1126.

- [29] Roper C F E, Hochberg F G, Behaviour and systematics of cephalopods from Lizard Island, Australia, based on colour and body patterns[J]. *Malacologia*, 1988, 29:153 - 193.
- [30] Norman M D. Four new octopus species of the *Octopus macropus* group (Cephalopoda: Octopodidae) from the Great Barrier Reef, Australia[J]. *Mem Mus Vict.* 1992a, 53:267 - 308.
- [31] Norman M D. Ocellate octopuses (Cephalopoda: Octopodidae) of the Great Barrier Reef, Australia: description of two new species and redescription of *Octopus polyzenia* (Gray, 1949)[J]. *Mem Mus Vict.* 1992b, 53:309 - 343.
- [32] Allmon W D. A causal analysis of stages in allopatric speciation[A]. In: *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*[C]. Oxford University Press. 1992, 8: 219 - 257.
- [33] Smith P J, Roberts P E, Hurst R J. Evidence for two species of arrow squid in New Zealand fishery[J]. *N Z J Mar Fresh Res*, 1981, 15:247 - 253.
- [34] Araya H. Migration and fishing ground of winter subpopulation of the squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup, in the northern waters of Japan[R]. Bull Hokkaido Reg Fish Res Lab. 1976, 41:119 - 129.
- [35] Bravo de Laguna J. Managing an international multispecies fishery: the Saharan trawl fishery for cephalopods[A]. In: *Marine invertebrate fisheries: their assessment and management*[C]. New York: John Wiley & sons. 1989, 591 - 612.
- [36] Coelho M L, O'Dor R K. Maturation, spawning patterns and mean size at maturity in the short-finned squid *Illex illicebrosus* [A]. In: *Recent advances in cephalopod fisheries biology*[C], 1993, 81 - 91.
- [37] Garthwaite R L, Berg Jr C J, Harrigan J. Population genetics of the common squid *Loligo pealei* Lesueur, 1821, from cape cod to cape hatteras [J]. *Biol Bull*, 1989, 177:287 - 294.
- [38] Augustyn C J, Grant W S. Biochemical and morphological systematics of *Loligo vulgaris* Lamarck and *Loligo vulgaris* reynaudii d'Orbigny Nov Comb (Cephalopoda: Myopsida)[J]. *Malacologia*, 1988, 215 - 233.
- [39] Carvalho G R, Thompson A, Stoner A L. Generic diversity and population differentiation of the shortfin squid *Illex argentinus* in the southwest Atlantic[J]. *J Exp Biol Ecol*, 1992, 158: 105 - 121.
- [40] Carvalho G R, Thompson A, Stoner A L. Population genetic structure of the shortfin squid, *Illex argentinus*, from Falkland and surrounding waters [J]. *Res Rep Falkland Isls Govern*, 1990, 61.
- [41] Carvalho G R, Loney K H. Biochemical genetic studies on the Patagonian squid, *Loligo gahi* d'Orbigny. I. Electrophoretic survey of genetic variability[J]. *J Exp Biol Ecol*, 1989, 126: 231 - 241.
- [42] Carvalho G R, Pitcher T J. Biochemical genetic studies on the Patagonian squid, *Loligo gahi* d'Orbigny. II. Population structure in Falkland waters using isozymes, morphometrics, and life history data [J]. *J Exp Biol Ecol*, 1989, 126: 243 - 258.
- [43] Brierley A S, Thorpe J, Pierce G J, *et al.* Genetic variation in the neritic squid *Loligo forbesi* (Myopsida: Loliginidae) in the northeast Atlantic Ocean[J]. *Mar Biol*. 1995, 122:79 - 86.
- [44] Kutagin O N. Genetic variation in the squid *Beryteuthis magister* (Berry, 1913) (Oegopsida: Gonatidae)[A]. In: *Recent advances in cephalopod fisheries biology*[C]. Tokyo: Tokai University Press. 1993, 201 - 213.
- [45] 郑小东, 王如才, 王昭萍. 头足类遗传变异研究进展[J]. *水产学报*, 2001, 25(1):86 - 89.
- [46] Boucher-Rodoni R, Martin M, Peduzzi R. Preliminary results of a comparative study of cephalopod eye-lens proteins: the sepiolids[J]. *Bull Inst Oceanogr Monaco*, 1995, 16(special): 93 - 98.
- [47] Perez-Losada M, Guerra A, Sanjuan A. Allozyme electrophoretic technique and phylogenetic relationships in three species of *Sepia* (Cephalopoda: Sepiidae)[J]. *Comp Biochem Physiol B*, 1996, 114:11 - 18.
- [48] Norman J, Murphy J M, Pierce G, *et al.* Preliminary molecular genetic analysis of stock structures in the squid *Loligo forbesi* (Steenstrup)[A]. ICES Shellfish Committee C M[C]. 1994, 23:8.
- [49] Herke S W, Foltz D W. Phylogeography of two squid (*Loligo pealei* and *Loligo plei*) in the Gulf of Mexico and northwestern Atlantic Ocean[J]. *Marine Biology*. 2002, 140: 103 - 115.
- [50] Maria Jose Chapela, Carmen G Sotelo, Ricardo I. *et al.* Molecular identification of cephalopod species by FINS and PCR-RFLP of a cytochrome b gene fragment[J]. *Eur Food Res Technol*, 2003, 217:524 - 529.
- [51] Shaw P W. Polymorphic microsatellite DNA markers in the veined squid *Loligo forbesi*[J]. *Molecular Ecology*, 1997, 6:297 - 298.
- [52] Adcock G J, Carvalho G R, Rodhouse P G, *et al.* Highly Polymorphic microsatellite loci of the heavily fished squid genus *Illex* (Ommastrephidae) [J]. *Molecular Ecology*, 1999, 8:165 - 166.
- [53] Michael R M, Kendra M B, Roger T H. Pattern of Inheritance of Microsatellite Loci in the Squid *Loligo pealei* (Mollusca: Cephalopoda)[J]. *Mar Biotechnol*, 2000, 2:517 - 521.
- [54] Kassahn K S, Donnellan S C, Fowler A J, *et al.* Molecular and morphological analysis of the cuttlefish *Sepia apama* indicate a complex structure [J]. *Marine Biology*, 2003, 143:947 - 962.
- [55] Shaw P W, Arkhipkin A I, Adcock G J, *et al.* DNA markers indicate that distinct spawning cohorts and aggregations of Patagonian squid, *Loligo gahi*, do not represent genetically discrete subpopulations[J]. *Marine Biology*. 2004, 144: 961 - 970.
- [56] Chester J S, Simon N J, George D J. Genetic differentiation in the squid *Moroteuthis ingens* inferred from RAPD analysis[J]. *Polar Biol*, 2003, 26:166 - 170.
- [57] Boyle P R, Boletzky S V. Cephalopod Populations: Definition and Dynamics[A]. In: *The Role of Cephalopods in the World's Oceans*[C]. Biological Sciences, 1996, 351 (1343) :985 - 1002.
- [58] 董正之. 世界大洋经济头足类生物学[M]. 济南: 山东科技出版社, 1991. 17 - 19, 94.