

基于 CO II 基因序列的中国近海 12 种蛸亚科动物的分子系统进化研究

崔文涛 刘立芹 李红梅 吕振明* 吴常文
(浙江海洋学院, 舟山 316000)

摘要 为探讨我国近海蛸亚科(Octopodinae)动物的系统进化关系,本研究通过 PCR 扩增得到了东海区蛸亚科 2 属 12 种蛸类的线粒体 CO II 基因部分序列。纯化后测序,利用多个生物软件对序列变异和碱基组成进行分析。Kimura 双参数法计算遗传距离,并结合 GenBank 上相关头足类同源序列构建 NJ、UPGMA 系统树。结果表明,蛸类 CO II 基因符合一般线粒体基因 A+T 含量较高的特点,有较为明显的反 G 偏倚。其变异位点较多的集中在第三位,编码的氨基酸序列变异位点较少。遗传距离分析表明,所得物种的遗传距离介于 0.000 与 0.232 3 之间,且大多位于 0.140 0~0.200 0 之间。聚类分析表明,所研究蛸类被明显地聚为两大类,即以真蛸为代表的长腕类和以砂蛸为代表的短腕类,证明了蛸属的非单系性。探讨了部分蛸类的分类地位,并就 CO II 基因在头足类系统进化研究的应用潜力进行了剖析。

关键词 蛸亚科 CO II 基因 分子系统进化

中图分类号 Q 951+3; S 917.4 **文献标识码** A **文章编号** 1000-7075(2013)03-0021-09

Phylogenetic study of Octopodinae in the China Seas based on CO II partial sequences

CUI Wen-tao LIU Li-qin LI Hong-mei
LÜ Zhen-ming* WU Chang-wen
(Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316000)

ABSTRACT Partial sequences of mitochondrial CO II gene in 12 octopus species in 2 genus of Octopodinae, were amplified and sequenced to investigate the phylogenesis of Octopodinae in China coastal waters. Multiple biological softwares were employed to analyze the sequence variations and nucleotide composition. Genetic distances were calculated by Kimura-2-parameter method and phylogenetic trees were constructed by both NJ and UPGMA method with more cephalopoda sequences available in GenBank. Results showed that CO II genes of octopus were rich in A and T nucleotide bases, as most other mitochondrial genes represent. The sequences showed an obvious anti-G bias. The most variable sites among species lay in the last site of co-

国家科技支撑计划课题(2011BAD13B08)、浙江海洋学院“海洋渔业科学与技术”重中之重学科开放课题(20100109)共同资助

* 通讯作者。E-mail: nblzmn@163.com

收稿日期:2012-07-14;接受日期:2012-09-30

作者简介:崔文涛(1988-),男,硕士研究生,主要从事海洋生物遗传育种研究。E-mail: mailcwt@2008.sina.com

don of the coding region, leading to less amino acid variation. Genetic distances calculated between species were 0.000 0~0.232 3, and most of them were between 0.140 0 and 0.200 0. The constructed phylogenetic tree suggested that the 12 *Octopus* species were from two groups: long-arm group represented by *Octopus vulgaris* and short-arm group represented by *O. aegina*, which again supported the non-monophyletic of *Octopus* genus. The *Octopus* genus can be divided into two or more distant genus according to this study. The taxonomic position of some Octopodinae species was also discussed, and the potential application of CO II gene in cephalopoda classification and phyletic evolution was suggested. The results of this study may help understanding the taxonomy and phyletic evolution of Octopodinae species in China coastal waters and contribute to better exploitation and farming of these precious species.

KEY WORDS Octopodinae CO II Molecular phylogenetic analysis

蛸科属于软体动物门、头足纲、八腕目,世界范围内共约 200 余种,是重要的商业性头足类(陈新军 2009)。蛸科动物生命周期短、生长速度快、营养价值高且资源丰富,具有较高的经济价值和开发潜力(王晓晴等 1998)。蛸类历来就是世界海洋渔业重要的采捕对象,其采捕量仅次于枪乌贼、乌贼类,位居第三,中国蛸类产品的出口额已经达到 1 亿余美元(马之明等 2008)。

蛸类具有重要的经济地位,但是关于其分类,从 20 世纪以来就存在很大争议。Robson(1929)根据墨囊的有无、吸盘的排列方式及卵的大小将蛸科分为 3 个亚科(Eledoninae、Octopodinae 和 Bathypolypodinae)。但鉴于之前的关于 Eledoninae 独立分类地位的争议(Neaf 1923),Robson(1932)于 1932 年重新将蛸科分为两个亚科(Octopodinae 和 Bathypolypodinae)。Voss(1988)根据墨囊的有无和吸盘的排列方式将蛸科重新划分为 4 个亚科。Voight(1993)则主张将蛸科分为 3 个进化枝,取消亚科的概念。Allcock 等(2002)认同这种观点,并且认为传统的分类只是片面从表型上进行,忽略了进化基础。

蛸亚科是蛸科动物中最大的亚科,几乎涵盖了蛸科动物最具价值的所有种类,也是目前最具争议的分类阶元。Grimpe(1921)奠定了蛸亚科的分类基础,随后有更多的新属被增列入该亚科(Taki 1964; Hochberg *et al.* 2006)。然而至今,蛸亚科中仍有众多的新种需要进一步鉴定。200 多个种由于传统习惯或基于简单的形态分类而被全归入其下的蛸属 *Octopus*,这些种类占了整个蛸科动物的 90% 以上(Norman *et al.* 2004)。近年来,形态学和分子生物学的研究表明,这个“catch all”的属并非单系。早在 1929 年 Robson 就认为该属至少应包含 9 个亚群,而类似的观点也得到了近年来线粒体基因数据的支持(Guzik *et al.* 2005; Carlini *et al.*

2001)。目前越来越多的新属已从传统的 *Octopus* 属中分离出来(Gleadall 2004; Norman *et al.* 2005; Huffard *et al.* 2005),蛸亚科已从最初的几个属扩展到现在的 10 余个属。基于此,许多学者提出亟需对蛸亚科动物系统分类进行修订(Guzik *et al.* 2005)。

我国对蛸亚科动物的分类和系统进化关系也存在着长期的争议。董正之(1988)认为,中国的蛸科动物属于蛸亚科 3 个属:蛸属、小管蛸属和丽蛸属,共 15 种。但是近年我国沿海却出现了嘉庚蛸 *O. tankahkeei*、岩蛸 *O. sp.*、白疣蛸 *O. oliveri*、白点蛸 *O. macropus*、水蛸 *O. doflein* 等新物种的报道,这些种类的确切分类和种间关系至今无人探讨;同时不同学者对我国蛸亚科原有种类的系统学也存在争议。陈新军(2009)认为,我国的蛸属动物环蛸 *O. maculosa* 应归入 *Hapalochlaena* 属;水蛸应归入 *Enteroctopus* 属,这样就将蛸亚科分为 5 个属。而按 Norman 等(2005)对蛸属动物的修正,我国蛸属的砂蛸 *O. aegina*、短蛸 *O. cellatus* 等 5 个种类应归入 *Amphioctopus* 属;广东蛸 *O. guangdongensis* 应归入 *Abdopus* 属;而长蛸 *O. variabilis*、纺锤蛸 *O. fusiformis*、南海蛸 *O. nanhaiensis*、东蛸 *O. berenice*、小管蛸 *O. oshimai* 分类地位则暂时不能确定。而李 焕(2010)通过对 16S rDNA 的研究也支持我国现有蛸属中可能还存在分化。随着东海区蛸类捕捞资源的逐渐枯竭和蛸类养殖业的发展,蛸亚科动物的养殖规模日益扩大。养殖业的发展则需要知道养殖品清晰的遗传背景和分类进化地位,因此有必要对蛸科动物的分类进行相关研究(林祥志等 2006)。

本实验对 12 种中国沿海常见蛸亚科动物的 COII 基因进行扩增与分析,并结合从 GenBank 下载的其他头足类的相关同源序列,以期为蛸亚科系统进化和分类提供理论依据,用以解决长期来的争议,为头足类增殖养殖业的发展奠定基础。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

研究的蛸科动物包括长蛸、短蛸、真蛸 *O. vulgaris*、纺锤蛸、嘉庚蛸、弯斑蛸 *O. dollfusi*、卵蛸 *O. ovulum*、砂蛸、条纹蛸 *O. striolatus*、小管蛸、东蛸和小孔蛸 *Cistopus indicua* 共 12 种。样品于 2008 年 2 月~2010 年 4 月分别取自中国近海海域,各种类 5~10 只样本,经鉴定后,活体取腕部肌肉,95%乙醇保存备用。作为外群的其他头足类动物相关序列均下载自 GenBank,登录号为:次蛸 *O. minor*:NC_015896.1、蓝蛸 *O. cyanea*:HM236172.1、长枪乌贼 *Loligo bleekeri*:AB029616.1、乳光枪乌贼 *Loligo opalescens*:NC_012840.1、枪乌贼 *Loligo vulgaris*:AM087974.1。本研究所用到的所有序列来源见表 1。

表 1 实验材料来源
Table 1 Origin of samples

科、属 Family&Genus	种 Species	采集地点 Sampling sites	采样时间 Sampling date(Year-mm)
蛸属 <i>Octopus</i>	长蛸 <i>Octopus variabilis</i>	辽宁大连	2008-02
	短蛸 <i>O. ocellatus</i>	山东青岛	2008-03
	真蛸 <i>O. vulgaris</i>	福建宁德	2009-03
	纺锤蛸 <i>O. fusiiformis</i>	广东湛江	2010-04
	嘉庚蛸 <i>O. tankahkeei</i>	浙江宁波	2008-02
	弯斑蛸 <i>O. dollfusi</i>	广东湛江	2010-04
	卵蛸 <i>O. ovulum</i>	浙江舟山	2009-04
	砂蛸 <i>O. aegina</i>	浙江舟山	2009-04
	条纹蛸 <i>O. striolatus</i>	浙江宁波	2009-03
	小管蛸 <i>O. oshimai</i>	浙江舟山	2009-04
	东蛸 <i>O. berenice</i>	浙江舟山	2009-04
	次蛸 <i>O. minor</i>	GenBank 数据库	2012-04
	蓝蛸 <i>O. cyanea</i>	GenBank 数据库	2012-04
	小孔蛸属 <i>Cistopus</i>	小孔蛸 <i>C. indicua</i>	广东湛江
枪乌贼科 <i>Loliginidae</i>	长枪乌贼 <i>L. bleekeri</i>	GenBank 数据库	2012-04
	乳光枪乌贼 <i>L. opalescens</i>	GenBank 数据库	2012-04
	枪乌贼 <i>L. vulgaris</i>	GenBank 数据库	2012-04

1.2 实验方法

取于 95%乙醇中保存的样品,参照 Sambrook 等(1989)的酚/氯仿抽提法提取总 DNA,并进行 PCR 反应。PCR 反应及测序的引物序列为:

COII F:5'-TGACCCAATGAGGACAATTAGG-3';

COII R:5'-GTATAAATGAGTGRTTTGCWCCAC-3'。

引物由上海英骏(Invitrogen)生物技术有限公司合成。进行 PCR 反应体系为 50 μ l。反应条件为 94 $^{\circ}$ C 5 min,(94 $^{\circ}$ C 1 min, 45 $^{\circ}$ C 1 min,72 $^{\circ}$ C 1 min) \times 35 循环,72 $^{\circ}$ C 5 min。PCR 产物经琼脂糖电泳检测后直接寄送上海英骏生物技术有限公司测序。

1.3 数据分析

测序后的序列用 Mega 3.1 软件进行比对。分析序列的平均碱基组成和转换/颠换比率、变异位点等信息。使用蛸属次蛸 *O. minor* 和蓝蛸的同源序列,用 Kimura 双参数法模型计算个体间的遗传距离。并用头足类长枪乌贼、乳光长枪乌贼和枪乌贼作为外群,采用邻接法(NJ)及非加权配对算术平均法(UPGMA)构建分子系统进化树,Bootstrap 值设置为 1 000,进行聚类分析。

2 结果

2.1 序列分析

将实验测序得到的 12 条序列与蓝蛸、次蛸序列共计 14 条序列使用 Mega 3.1 进行对比和裁剪,获得一段长 564bp 的同源序列。

序列中共有 191 个变异位点(Variable sites),占序列全长的 33.87%,其中有简约信息位点(Parsimony informative sites)158 个,无插入缺失位点。各个序列的变异位点见图 1。在变异位点中,有转换位点 152 个,颠换位点 94 个,转换/颠换为 1.617,说明基因序列突变已经达到饱和。使用 Mega 3.1 对序列进行翻译,得到一条含 187 个氨基酸的多肽序列。变异集中在氨基酸序列第 16~55 以及 75~130 两个区域内,氨基酸序列较为保守。

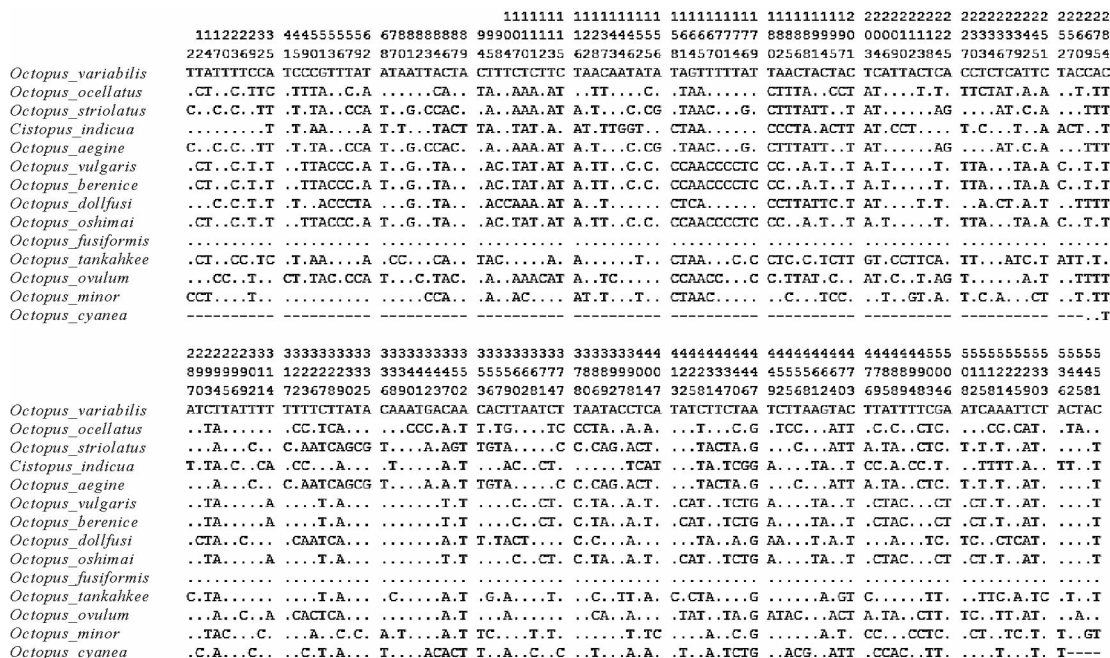


图 1 各个序列的变异位点

Fig. 1 Variable sites in mitochondrial COII gene sequence of different species

2.2 碱基组成与遗传距离

所得序列中 T、C、A、G 的平均含量分别为 35.5%、18.1%、36.4%和 10.0%,其中 A+T 含量(71.9%)远远大于 C+G 含量(28.1%)。在密码子中的碱基选择上,第一位使用 A 和 T 比较多,分别占 30.51%和 29.24%;第二、三位均含有大量的 T(39.22%、36.44%),G 的使用则较少(9.80%、3.99%)。整个序列呈现出明显的反 G 偏倚。在 191 个变异位点中,有 40 个位于密码子第一位,只有 14 个位于密码子的第二位,有 137 个位于密码子的第三位。

使用 Mega 3.1,以 Kimura 双参数法转换加颠换计算种间的遗传距离,见表 2。

表 2 14 种蛸类的种间遗传距离

Table 2 Genetic distance among 14 Octopodinae species

	长蛸 <i>O. variabilis</i>	短蛸 <i>O. ocellatus</i>	条纹蛸 <i>O. striolatus</i>	小孔蛸 <i>C. indicua</i>	砂蛸 <i>O. aegina</i>	真蛸 <i>O. vulgaris</i>	东蛸 <i>O. berenice</i>	弯斑蛸 <i>O. dollfusi</i>	小管蛸 <i>O. oshimai</i>	纺锤蛸 <i>O. fusiiformis</i>	嘉庚蛸 <i>O. tankahkeei</i>	卵蛸 <i>O. ovulum</i>	次蛸 <i>O. minor</i>	蓝蛸 <i>O. cyanea</i>
短蛸 <i>O. ocellatus</i>	0.181 6													
条纹蛸 <i>O. striolatus</i>	0.226 5	0.154 4												
小孔蛸 <i>C. indicua</i>	0.171 5	0.191 3	0.232 3											
砂蛸 <i>O. aegina</i>	0.221 1	0.149 6	0.003 7	0.226 9										
真蛸 <i>O. vulgaris</i>	0.162 1	0.166 9	0.196 8	0.125 3	0.191 7									
东蛸 <i>O. berenice</i>	0.162 1	0.166 9	0.196 8	0.125 3	0.191 7	0.000 0								
弯斑蛸 <i>O. dollfusi</i>	0.175 5	0.125 3	0.145 9	0.177 4	0.141 1	0.152 4	0.152 4							
小管蛸 <i>O. oshimai</i>	0.162 1	0.166 9	0.196 8	0.125 3	0.191 7	0.000 0	0.000 0	0.152 4						
纺锤蛸 <i>O. fusiiformis</i>	0.000 0	0.181 6	0.226 5	0.171 5	0.221 1	0.162 1	0.162 1	0.175 5	0.162 1					
嘉庚蛸 <i>O. tankahkeei</i>	0.130 3	0.164 1	0.197 7	0.149 9	0.192 5	0.166 4	0.166 4	0.162 4	0.166 4	0.130 3				
卵蛸 <i>O. ovulum</i>	0.179 9	0.143 7	0.132 0	0.175 9	0.127 4	0.144 2	0.144 2	0.099 4	0.144 2	0.179 9	0.175 6			
次蛸 <i>O. minor</i>	0.148 9	0.176 1	0.206 3	0.152 4	0.201 1	0.184 7	0.184 7	0.180 7	0.184 7	0.148 9	0.139 1	0.214 6		
蓝蛸 <i>O. cyanea</i>	0.166 2	0.143 9	0.153 4	0.191 0	0.153 4	0.167 2	0.167 2	0.181 0	0.167 2	0.166 2	0.177 8	0.157 6	0.195 7	

从种间的遗传距离来看,各个物种之间的遗传距离介于 0.000~0.232 3 之间且大多位于 0.140 0~0.200 0 之间。长蛸和纺锤蛸;真蛸、东蛸和小管蛸种间的遗传距离最小为 0.000 0。条纹蛸和小孔蛸之间的遗传距离最大为 0.232 3。

2.3 聚类分析

基于上述序列,以几种枪乌贼科动物(长枪乌贼、乳光枪乌贼和枪乌贼)作为外群,用 NJ 和 UPGMA 法,设置重复为 1 000,构建分子系统树,如图 2、图 3 所示。

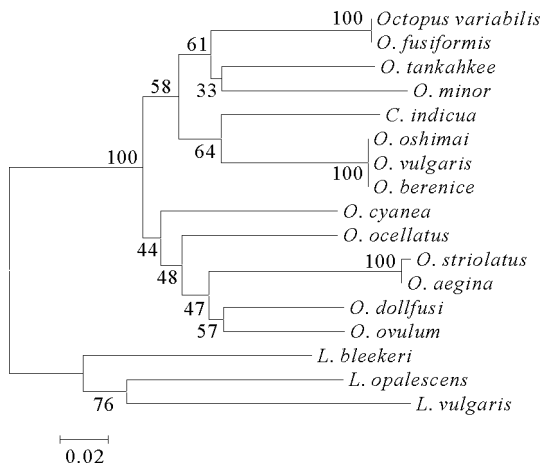


图 2 基于蛸科动物 CO II 部分序列通过 NJ 构建的分子系统树

Fig. 2 Molecular phylogenetic tree on partial CO II sequences of Octopodidae octopuses constructed by NJ method with Bootstrap Test

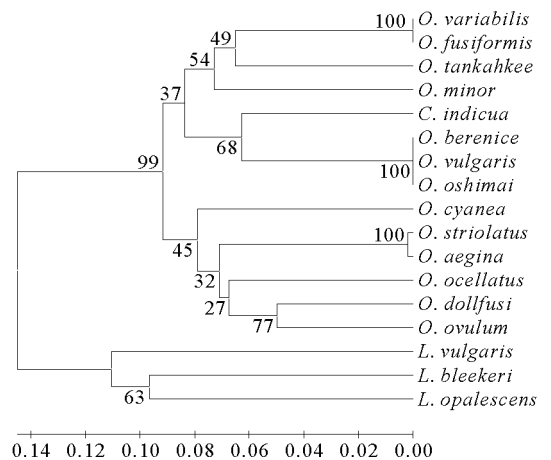


图 3 基于蛸科动物 CO II 部分序列通过 UPGMA 构建的分子系统树

Fig. 3 Molecular phylogenetic tree on partial CO II sequences of Octopodidae octopuses constructed by UPGMA method with Bootstrap Test

本实验得到的两种分子系统树的拓扑结构基本一致,都能以较高的置信度将蛸属动物分为明显的两个类群,并与外群区分开来。

第一类群包括8种,即嘉庚蛸与次蛸首先聚在一起,再与长蛸与纺锤蛸聚在一起;与之并列的是真蛸、东蛸和小管蛸聚在一起,后再与小孔蛸聚在一起,以上8个种聚为第一类群。另一类群则包含6种,其中弯斑蛸和卵蛸首先聚在一起,然后与条纹蛸和砂蛸聚在一起,然后再与短蛸及蓝蛸聚在一起构成第二类群。

3 讨论

3.1 CO II 基因的特点及其在系统发育中的应用潜力

CO II 基因编码的细胞色素氧化酶复合体第三大亚基,在呼吸作用中起枢纽作用,是唯一一个与细胞色素 C 结合,并且作为电子转移的第一受体的亚基,其变异性较高,已经被用于多个水生物种的遗传标记中(吕耀平等 2009),是研究系统进化和分类的好标记。本研究所得到的蛸类动物的 CO II 基因部分序列,其 A+T 的比例大致相当,平均含量为 71.9%。A+T 含量高是软体动物 CO II 基因序列的共同特征,如池蝶蚌 *Hyriopsis schlegelii* 58.3% (林巧惠等 2010)、紫贻贝 *M. edulis* 62% (Hoffmann *et al.* 1992)、陆地蜗牛 *Cepaea nemoralis* 59.8% (Terrett *et al.* 1996)、石鳖 *Acanthochiton seulschnochilon* 69% (Boore *et al.* 1994)。一般认为 A+T 含量比较高的物种拥有较高的进化地位(Jermiin *et al.* 1994; Wolstenholme *et al.* 1992)。这说明头足类在软体动物中拥有较高的进化地位。

线粒体各个基因的变异速度是不一样的,一般认为 CO II 基因是细胞色素氧化酶 c 各个基因中进化速率较快的一个基因(Adkins *et al.* 1996)。但是从实验结果可以看到,属于蛸属不同种的蛸类,基于 CO II 基因的遗传距离仍为 0.000 0,且在分子系统树上不能完全区分,但是关于 16S 和 COI 基因的相关结果(另文发表),以上遗传距离为 0.000 0 的长蛸和纺锤蛸、真蛸东蛸和小管蛸基因有较大差异,这说明 CO II 在蛸属中可能仍具有较强的保守性。但就本研究的情况来看,基于 CO II 基因相关序列仍能清晰地将所研究的蛸类以较高的置信度分为两个类群,说明 CO II 基因仍然可在种间的分类学研究上有较为重要的应用,可为头足类相关的分类和系统进化研究提供重要依据。

3.2 蛸属动物的非单系性

Carlini 等(2001)和 Guzik 等(2005)通过 CO I 基因、CO III 基因和 Cytb 基因证实了蛸属的非单系性。本研究中可以看到,整个东海的几种蛸科动物以较高的置信度被清晰地分为两个大类群,进一步证明了上述非单系性的观点。本次的聚类结果和李 煊(2010)使用 16S rRNA 进行聚类的结果类似。Guzik 等(2005)指出蛸属是一个“catch all”的属,属内有较大的分化,应该被分为几个不同的属,这和早期的形态学结果也是相吻合的(Robson 1929)。本研究中,蛸类以较高的置信度被分为两支,两支之间遗传距离较远(0.144 2~0.232 3),这说明了蛸属可能具有不同的起源。形态学的资料(董正之 1988;陈新军 2009;Zhu *et al.* 2005)也表明,本研究的两类群间确有一定的差异。特别是在腕长上,第一类群中的绝大多数种类,如长蛸、纺锤蛸、嘉庚蛸、真蛸等均为长、中腕型种类,腕长为胴体长的 5~7 倍;而第二类群中几乎所有的种类包括砂蛸、条纹蛸、短蛸、卵蛸、弯斑蛸等均为短腕型,腕长为胴长的 3~4 倍;由于两大类群之间的遗传距离和聚类关系较远,是否应将其独立分为两属仍有待于进一步的证实,但足以证明蛸属有可能是两个或多个进化关系较远的类群组成。此外,根据蛸亚科动物的检索表(陈新军 2009),小孔蛸与蛸属动物在形态上类似,因为具有水孔而与之区分。但是在本研究中,小孔蛸在聚类中被分到了以真蛸为代表的类群中,得到了与 Guzik 等(2005)类似的结果,说明蛸属中某些种类与不同属的小孔蛸的亲缘关系更近,而与其同属的其他种类的亲缘关系更远,进一步说明了蛸属属内分化的严重性。

3.3 部分蛸类的分类地位问题

嘉庚蛸是我国东南沿海近些年新发现的一个物种(Zhu *et al.* 2005),为一种沿岸栖息的重要头足类,分

布广泛,是我国东南沿海常见种。其肉质鲜嫩、营养丰富、味道鲜美(焦海峰等 2005),具有较高的开发价值。然而在相关分类书籍中并未有关于嘉庚蛸的描述(董正之 1988;陈新军 2009)。本研究表明,嘉庚蛸与蛸属内其他动物无论从遗传距离来看还是从分子系统树上来看都有一定的差异。从本研究来看,嘉庚蛸和长蛸、真蛸等不是同一个物种,可能确为蛸属的一个独立物种。

由于头足类线粒体的特殊性,所以适宜于进行属内种间的分类和当做条形码 DNA 用于属、科以上阶元的系统发生学研究(杨秋玲等 2009)。本研究仅采用一个 COII 基因来研究蛸科的系统关系,由于细胞呼吸链上的相关功能基因保守性较强,存在着较大的局限性,而且对于个别蛸类的归类问题,尚需要进一步研究。为了搞清楚蛸属的种间遗传关系,可以对线粒体 DNA 的其他基因片段,如 COI 基因、D-Loop 区或 Cyt B 基因等基因进行测序分析,并结合 RFLP、AFLP 等核基因标记技术来分析蛸亚科,特别是蛸属的遗传多样性、系统发育和分类,以期获得更加完整的背景资料。

4 小结

随着我国蛸类研究、开发和利用的不断深入,蛸类的分类及系统学研究将越来越受人们重视。本研究通过对我国 12 种蛸类动物的 COII 基因的研究,首次证实了我国蛸属的非单系性;12 种蛸可明显地分为遗传距离较远的两大类群,第一类群主要以长腕型种类为主,第二类群以短腕型为主;是否将这些分化类群定为不同的属还有待于进一步研究;但本研究的结果对于今后我国蛸类动物的分类、开发和利用具有重要的参考价值。

致谢:感谢浙江海洋学院常抗美教授、厦门大学毛勇副教授在蛸类动物物种鉴定方面给予的指导。感谢淮海工学院秦蕾副教授、山东省海洋水产研究所王卫军老师在蛸类样品采集方面给予的帮助。

参 考 文 献

- 马之明,徐实怀,贾晓平. 2008. 蛸类渔业概况及增养殖研究现状与展望. 南方水产, 4(5):69-73
- 王晓晴,章俊. 1998. 一九九四年和一九九五年夏季浙江渔场头足类资源量评估. 浙江水产学院学报, 17(2): 96-101
- 吕耀平,胡则辉,肖建中,王成辉,胡金强,劳沈颖,叶丽平,项松平,刘青娥. 2009. 5 种体色瓯江彩鲤线粒体 COII 基因的序列差异和遗传标记研究. 浙江大学学报, 36(3): 323-334
- 李焕. 2010. 中国沿海长蛸遗传多样性及系统进化地位研究. 见:浙江海洋学院硕士学位论文
- 杨秋玲,林祥志,郑小东,苏永全. 2009. 东南沿海小孔蛸(*Cistopus* sp.) 线粒体序列的比较研究. 海洋与湖沼, 40(5): 640-646
- 陈新军. 2009. 世界头足类. 北京:海洋出版社, 588-697
- 林祥志,郑小东,苏永全,王如才. 2006. 蛸类养殖生物学研究现状及展望. 厦门大学学报(自然科学版), 45(增刊 2): 213-218
- 林巧惠,曾柳根,刘芳兰,盛军庆,王军花,龚贵如,洪一江. 2010. 池蝶蚌(*Hyriopsis schlegelii*) 线粒体 DNA COII 基因的序列分析. 南昌大学学报(理科版), 34(2): 185-188
- 董正之. 1988. 中国动物志软体动物门头足纲. 北京:科学出版社, 161-188
- 焦海峰,尤仲杰,包永波. 2005. 人工养殖条件下嘉庚蛸的生物学特性及繁育技术初探. 动物学杂志, 40(3): 67-71
- Adkins RM, Honeycutt RL, Disotell TR. 1996. Evolution of eutherian cytochrome c oxidase subunit II: heterogeneous rates of protein evolution and altered interaction with cytochrome c. Mol Biol Evol 13(10):1393-1404
- Allcock AL, Piertney SB. 2002. Evolutionary relationships of Southern Ocean Octopodidae (Cephalopoda: Octopoda) and a new diagnosis of *Pareledone*. Marine Biology 140: 129-135
- Boore JL, Brown WM. 1994. Complete DNA sequence of the mitochondrial genome of the blackchiton, *Katharina tunicata*. Genetics 138:423-443
- Carlini DB, Young RE, Vecchione M. 2001. A molecular phylogeny of the Octopoda (Mollusca: Cephalopoda) evaluated in light of morphological evidence. Molecular Phylogenetics and Evolution 21(3): 388-397
- Gleadall IG. 2004. Some old and new genera of octopus. Interdisciplinary Information Sciences 10(2): 99-112
- Grimpe G. 1921. Teuthologische Mitteilungen. VII; Systematische Übersicht der Nordsee cephalopoden. Zool Anz 52: 297-305
- Guzik MT, Norman MD, Crozier RH. 2005. Molecular phylogeny of the benthic shallow-water octopuses(Cephalopod: Octopodidae). Molecular Phylogenetics and Evolution 37:235-248
- Guzik MT, Norman MD, Crozier RH. 2005. Molecular phylogeny of the benthic shallow-water Octopuses (Cephalopoda: Octopodidae). Molecular Phylogenetics and Evolution 37(1): 235-248
- Hochberg FG, Norman MD, Finn J. 2006. *Wunderpus photogenicus* n. gen. and sp., a new octopus from the shallow waters of the Indo-Malayan

