



近30年运城盐湖中华卤虫 (*Artemia sinica*) 的形态与遗传变异

万学瑞, 李云杰, 王传旭, 张睿, 李新, 于惠瑛, 隋丽英, 韩学凯

Morphological and genetic variation of *Artemia sinica* in Yuncheng Salt Lake over the past 30 years

Wan Xuerui, Li Yunjie, Wang Chuanxu, Zhang Rui, Li Xin, Yu Huiying, Sui Liying, Han Xuekai

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12284/hyxb2026028>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

基于CO I 基因片段的中国南部沿海近亲拟相手蟹的群体遗传多样性研究

Genetic diversity of *Parasesarma affine* from the South China Sea based on mitochondrial DNA CO I gene
海洋学报. 2021, 43(2): 105–115 <https://doi.org/10.12284/hyxb2021026>

无效基因 *fruitless* 参与卤虫 *Artemia franciscana* 的生殖调控研究

Reproductive regulation of *fruitless* gene in brine shrimp *Artemia franciscana*
海洋学报. 2023, 45(10): 114–122 <https://doi.org/10.12284/hyxb2023139>

莱州湾鱼卵、仔稚鱼群落结构及多样性的季节变化

Seasonal variation of community structure and diversity of ichthyoplankton in the Laizhou Bay
海洋学报. 2021, 43(9): 59–70 <https://doi.org/10.12284/hyxb2021052>

黄河口及邻近海域鱼卵、仔稚鱼群落结构及多样性的年间变化

Annual changes in the community structure and diversity of fish eggs and larvae in the Huanghe River Estuary and its adjacent waters
海洋学报. 2022, 44(4): 36–46 <https://doi.org/10.12284/hyxb2022074>

我国海参物种多样性及分类现状

Species diversity and taxonomic status of sea cucumbers in China
海洋学报. 2026, 48(1): 1–29 <https://doi.org/10.12284/hyxb2026008>

冬季大连砂质潮间带自由生活海洋线虫群落结构及多样性的比较

Comparison of community structure and diversity of free-living marine nematodes in the sandy intertidal zone of Dalian in winter
海洋学报. 2021, 43(8): 139–151 <https://doi.org/10.12284/hyxb2021060>

关注微信公众号, 获得更多资讯信息

万学瑞, 李云杰, 王传旭, 等. 近 30 年运城盐湖中华卤虫 (*Artemia sinica*) 的形态与遗传变异[J]. 海洋学报, 2026, 48(3): 98–108, doi:10.12284/hyxb2026028

Wan Xuerui, Li Yunjie, Wang Chuanxu, et al. Morphological and genetic variation of *Artemia sinica* in Yuncheng Salt Lake over the past 30 years[J]. Haiyang Xuebao, 2026, 48(3): 98–108, doi:10.12284/hyxb2026028

近 30 年运城盐湖中华卤虫 (*Artemia sinica*) 的形态与遗传变异

万学瑞¹, 李云杰², 王传旭², 张睿¹, 李新², 于惠瑛², 隋丽英^{1*}, 韩学凯^{1,3*}

(1. 天津科技大学 亚洲区域卤虫参考中心, 天津 300457; 2. 运城学院 山西省运城盐湖生态保护资源利用重点实验室, 山西 运城 044000; 3. 西藏自治区农牧科学院水产科学研究所, 西藏 拉萨 850032)

摘要: 卤虫是海水鱼类及甲壳类苗种培育中重要的活饵料, 90% 以上来源于野生卤虫资源。为探究近 30 a 环境变化与独特养殖管理模式对中国运城盐湖卤虫形态学及遗传特征的影响, 本研究对 1993 年 (YC-1993)、2019 年 (YC-2019) 和 2023 年 (YC-2023) 采自运城盐湖的卤虫卵进行孵化并饲养至成体, 进行卤虫卵和成虫的形态学测量; 同时采用特定位点扩增片段测序 (SLAF-seq) 技术进行群体遗传学分析。结果表明, YC-2023 群体的体长、腹长、卵囊宽、复眼间距、复眼直径、第二触角长、抱握器外周长等形态学指标上均极显著大于 YC-1993 群体, 而 YC-2023 群体卵径显著小于 YC-1993 群体。遗传分析显示, YC-2023 群体的遗传多样性最低; 3 个群体的多态信息含量 (PIC) 介于 0.252~0.305 之间, 属于中度多态 ($0.25 < \text{PIC} < 0.5$)。YC-2019 和 YC-2023 群体间的遗传分化系数 F_{st} 值为 0.087, 属于中度遗传分化 ($0.05 < F_{st} < 0.15$)。而 YC-1993 与另外两个种群间的 F_{st} 值为 0.151, 属于高度遗传分化 ($0.15 < F_{st} < 0.25$)。系统发育树、主成分分析、亲缘关系热图及 Admixture 分析进一步揭示, 虽然 3 个群体间存在一定遗传分化, 但均起源于单一共同祖先。运城卤虫的形态性状与遗传变异, 可能源于运城盐湖近年来经历的环境变化以及独特养殖和管理模式所导致的遗传选择与遗传漂变。本研究为运城盐湖卤虫种质资源的保护与利用提供了理论支撑。

关键词: 运城盐湖; 卤虫; 遗传多样性; 遗传结构; 种质

中图分类号: Q347; P735

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2026)03-0098-11

1 引言

卤虫是一类广泛分布于沿海盐田、内陆盐湖等高盐水域的小型甲壳动物。卤虫不仅是高盐生态系统中食物链的重要组成部分及生物调控因子, 也是海水鱼类与甲壳类苗种培育的理想饵料^[1]。目前, 北美洲和亚洲的盐湖每年可收获数千吨卤虫卵, 用于投喂超

过 9×10^{11} 尾生产动物苗种^[2]。卤虫卵产量受气候变化与人类活动的显著影响^[3-4]。近年来, 在全球气候变化背景下, 咸海和乌尔米耶湖等盐湖因干旱导致盐度升高甚至干涸^[5], 有报道, 乌尔米耶湖盐度升高改变了卤虫群体的遗传多样性及时间尺度上的遗传分化^[6]。与之相反, 青藏高原持续变暖、降水量增多, 导致部分盐湖面积扩大、盐度下降, Li 等^[7]采用 SSR 与 COI

收稿日期: 2025-11-27; 修订日期: 2026-02-12。

基金项目: 国家自然科学基金(32460154); 山西省运城盐湖保护利用研究院“揭榜挂帅”项目(YHYJ-2023005); 中国博士后科学基金面上基金项目(2023MD734227)。

作者简介: 万学瑞(2000—), 男, 江苏省连云港市人, 研究方向为水产动物遗传育种。E-mail: wxr001028@163.com

* 通信作者: 隋丽英, 教授, 研究方向为卤水生物资源开发与利用。E-mail: suily@tust.edu.cn; 韩学凯, 助理研究员, 研究方向为水产动物遗传育种。E-mail: hanxk@tust.edu.cn

标记对不同年份的西藏其香错卤虫进行群体遗传分析,发现近20 a其香错卤虫的遗传多样性持续下降,遗传分化加剧。这些变化对卤虫的生存构成威胁,严重制约着卤虫资源的可持续开发与利用^[5-6]。随着全球水产养殖产量的持续增长,水产养殖对卤虫资源的需求也在逐年上升。作为海水鱼虾蟹苗种培育中不可替代的活饵料,其资源稳定性直接关系到海水养殖产业的安全。目前,全球超过90%的卤虫卵来源于沿海盐田和内陆盐湖,这些资源的变化也会影响海洋生物多样性保护与海洋生态系统的物质循环。此外,卤虫因其对环境污染高度敏感、生命周期短、易于实验室培养,已被广泛用作海洋微塑料、重金属、持久性有机污染物及纳米材料的生态毒理学检测生物。因此,有必要对卤虫种质资源进行评估,以保护这一重要资源的遗传多样性,这不仅有利于海水养殖饵料的可持续供给,也为海洋污染物生物监测体系的建立提供标准化的生物材料和背景数据。

运城盐湖是世界三大硫酸钠型盐湖之一,该盐湖盐度介于100至饱和盐度之间,不仅富含硫酸钠资源,盐湖卤水中生存着丰富的耐盐与嗜盐生物^[8]。运城盐湖中分布着中国土著两性生殖卤虫种中华卤虫(*Artemia sinica*),每年采收约3 000 t的卤虫成虫,冷冻加工后用于水产动物苗种培育和观赏鱼饵料。然而,在长期采盐、采硝等工业开发背景下,运城盐湖被分割成大小不等的区域,每个区域盐度都不同且盐度变化大^[9-10],加之对卤虫资源的30多年的捕捞,可能导致卤虫生存环境的破坏,进而影响卤虫资源可持续利用开发。

群体遗传多样性对种群适应性至关重要,在探究物种进化潜力、进化过程及抵御不利环境的能力方面具有参考意义^[11]。线粒体DNA(mtDNA)、简单重复序列间扩增多态性标记(ISSR)、随机扩增多态性DNA(RAPD)、简单重复序列(SSR)等多种分子标记^[12-16]广泛应用于卤虫遗传多样性与遗传结构研究。然而上述分子标记多态性程度低、对DNA质量要求高、技术操作复杂^[17],具有一定的局限性。单核苷酸多态性(SNP)具有遗传稳定性高、位点丰富且分布广泛、具有代表性、检测快速等特点^[18]。因此,有必要开发SNP标记,来探究中华卤虫遗传多样性与遗传结构,为中华卤虫种质资源的保护和开发提供参考。

本研究选取1993年、2019年、2023年采集的卤虫卵样本,孵化培养至成体后,进行SLAF-seq测序获得高密度的SNP标记,并利用这些SNP标记开展遗传多样性、遗传分化、种群结构等群体遗传学研究,

并结合形态学研究,探究长期环境变化和人为活动对中华卤虫的影响。卤虫作为连接内陆盐湖与海洋养殖的重要生物载体,其遗传与形态变化不仅反映了内陆高盐水体的生态演化,也对理解海洋生物对极端环境的适应机制具有重要参考价值。同时,卤虫是国际公认的海洋毒性测试模式生物,运城盐湖卤虫不同年份群体的形态与遗传差异,可为理解污染物长期暴露下海洋浮游动物的适应性进化提供参考。综上,本研究为运城盐湖生物资源的保护与利用提供理论依据,同时也为海洋生物资源管理和海洋生态毒理学提供方法支撑。

2 材料与方法

2.1 卤虫培养

本研究涉及的3个卤虫种群均来自亚洲区域卤虫参考中心(AR-ARC)种质库(表1),分别于1993年、2019年和2023年采自运城盐湖的卤虫卵。卤虫卵在温度28℃、光周期24 L、盐度30人工海水、持续充气的条件下孵化^[19]。孵化24 h后,将卤虫无节幼体与卵壳分离,以200 ind./L的初始密度在1 L锥形管中培养。卤虫在盐度30、温度28℃的人工海水中饲养至成体阶段(雌雄个体均达到第18龄期^[20])。每日投喂适量小球藻(*Chlorella*),每3 d更换50%的培养液。

表1 样品来源及相关信息
Table 1 Sample source and information

样品缩写	样品来源	采集年份	AR-ARC种质库编号	物种名称
YC-1993	中国运城盐湖	1993	CHN-SL-29	<i>A. sinica</i>
YC-2019	中国运城盐湖	2019	CHN-SL-66	<i>A. sinica</i>
YC-2023	中国运城盐湖	2023	CHN-SL-94	<i>A. sinica</i>

2.2 卤虫卵水合后卵径及成体形态性状测量

卤虫卵在盐度30的海水中水合2 h,经卢戈氏液固定后静置过夜。使用光学显微镜(MG320CSpeed,美国)测量100个水合虫卵的直径。卤虫发育至成体阶段后,每个群体随机选雌雄各30个体,在体视显微镜(SZ680,中国)下进行形态学测量。雌雄成体共测形态指标包括:体长、腹长、体宽、复眼间距、复眼直径;雄性额外测量:抱握器外周长、额结节长、生殖节长;雌性额外测量:第二触角长、卵囊宽。所有数据均以头宽进行标准化,即标准化值=形态学指标/头宽。采用SPSS22.0软件进行独立样本 t 检验分析,通过柯尔莫哥洛夫-斯米尔诺夫检验(Kolmogorov-Smirnov tests)检验数据是否符合正态性分布,通过莱文检验

(Levene tests) 检验方差齐性。使用 Origin 软件进行主成分分析并生成散点图。

2.3 基因组 DNA 提取与简化基因组测序

收集不同群体的卤虫成体, 采用组织 DNA 提取试剂盒(天津兰瑞生物技术有限公司, 中国)对单个个体进行基因组 DNA 提取。采用 SLAF-seq 技术进行大规模 SNP 挖掘与基因分型^[21], 酶切预测以艾比湖孤雌生殖卤虫基因组为参考(未发表数据)。选用 *Hae* III 与 *Hpy*166 II 进行酶切反应, 成功构建 DNA 文库。对文库中 364~414 bp 范围的片段进行凝胶纯化, 在 Illumina High-seq6000 平台上机测序。

2.4 SNP 标记开发

对原始数据进行质量检测与筛选后, 保留高质量 reads, 按相似性进行分组, 以艾比湖孤雌生殖卤虫基因组为参照基因组进行 SNP 标记开发。具体流程为: 将筛选后的读数用 bwa 方法与参考基因组比对^[22], 随后使用 GATK(v3.8)^[23] 与 Samtools(v1.9)^[24] 进行 SNP 数据整合与标记开发。最终对次要等位基因频率(MAF)大于 5%、完整性高于 50% 的 SNP 进行群体遗传分析。

2.5 群体遗传分析

基于筛选得到的 SNP, 使用 Stacks 软件^[25] 分析期望等位基因数(E_a)、期望杂合度(H_e)、观测杂合度(H_o)、基因多样性指数(Nei)、观测等位基因数(O_a)、多态信息含量(PIC)及香农-威纳指数(I)等遗传多样性指标。基于 SNP 数据, 使用 EIGENSOFT(v6.0) 软件^[26] 对 30 个个体进行主成分分析(PCA)。使用 MEGAX 软件^[27], 通过邻接法构建系统发育树。使用 Admixture(v1.22) 软件^[28] 分析 3 个群体的遗传结构。使用 GCTA(v1.92.1) 软件^[29] 进行个体间亲缘关系分析并构建亲缘关系热图。

3 结果

3.1 形态测量特征

结果显示, YC-2023 群体平均卵径为 $(250.35 \pm 12.73) \mu\text{m}$, 显著小于 YC-1993 群体平均卵径 $(254.28 \pm 12.95) \mu\text{m}$ ($p < 0.05$) (表 A1)。在雌雄共有的指标中, YC-2023 和 YC-2019 的体长(图 1a)和腹长(图 1b)都极显著大于 YC-1993 ($p < 0.001$) 且呈现 YC-2023 > YC-2019 > YC-1993 的趋势; 而在体宽(图 1c)、复眼间距(图 1d)、复眼直径(图 1e)方面, YC-2023 和 YC-1993 存在极显著差异 ($p < 0.001$)。值得注意的是, 在雄性体宽方面, YC-1993 极显著大于 YC-2023 ($p < 0.001$); 其他指标方面, 都是 YC-2023 极显著大于 YC-1993 ($p < 0.001$);

在雄性生殖相关指标方面, YC-2023 的生殖节长(图 1f)及抱握器外周长(图 1g)极显著大于 YC-1993 ($p < 0.001$), 而 3 个群体的额结节长(图 1j)之间没有显著差异; 在雌性生殖相关指标方面, YC-2023 和 YC-2019 的卵囊宽(图 1h)及第二触角长(图 1i)极显著大于 YC-1993 ($p < 0.001$)。

3.2 形态学测量性状主成分分析

雌性形态学测量数据主成分分析累积贡献率为 75.15%, 其中 PC1 贡献率为 53.29%, PC2 贡献率为 21.86%。散点图显示, YC-2019 与 YC-2023 群体雌性卤虫的形态学参数分布有重叠且距离较近, 说明这两个年份雌性卤虫群体间的形态相似度较大; 而二者与 YC-1993 群体相距较远(图 2A), 表明 YC-1993 雌性卤虫与之差异较大。由图中向量箭头可见, 在雌性卤虫中, 体长、腹长、卵囊宽等指标对主成分 1 的贡献率高; 头宽、体宽、复眼直径等指标对主成分 2 的贡献率高。

雄性形态学测量数据主成分分析累积贡献率为 70.44%, 其中 PC1 贡献率为 54.74%, PC2 贡献率为 15.70%。散点图显示 YC-1993 雄性卤虫与 YC-2019 和 YC-2023 卤虫几乎无重叠(图 2B), 表明 YC-1993 雄性卤虫与另外两个年份的雄性卤虫在形态上存在显著差异。由图中向量箭头可见, 在雄性卤虫中, 体长、抱握器外周长、生殖节长等指标对主成分 1 的贡献率高; 体宽、头宽、腹长等指标对主成分 2 贡献率高。

3.3 测序数据统计分析

共获得 163.57 Mb reads, 平均 Q_{30} 值为 94.29%, 平均 GC 含量为 36.95%。在 446 461 个 SLAF 标签中, 有 244 264 个为多态性 SLAF 标签, 平均测序深度为 12.45 \times 。共开发出 2 406 490 个 SNP 标记, 筛选后得到 615 686 个 SNP 用于后续分析(表 A2)。

3.4 群体遗传多样性分析

遗传多样性分析发现, 在 3 个群体中, YC-1993 群体具有最高的期望等位基因数(E_a , 1.554)、观测等位基因数(O_a , 1.850)、观测杂合度(H_o , 0.421), 在 3 个群体中都是最高的; YC-2019 群体具有最高的期望杂合度(H_e , 0.385)、基因多样性指数(Nei, 0.423)、多态信息含量(PIC, 0.305)及香农-威纳指数(I , 0.567); 而 YC-2023 群体在 E_a 、 O_a 、 H_e 、Nei、PIC 及 I 指标上均最低。总体而言, YC-2023 群体遗传多样性最低, YC-1993 与 YC-2019 群体遗传多样性较高(表 2)。根据 Botstein 等^[30] 提出的标准, 3 个卤虫群体的 PIC 值介于 0.25~0.50 之间, 属于中度多态。

3.5 群体遗传结构分析

基于 SNP 差异程度可将卤虫群体聚为不同亚群。

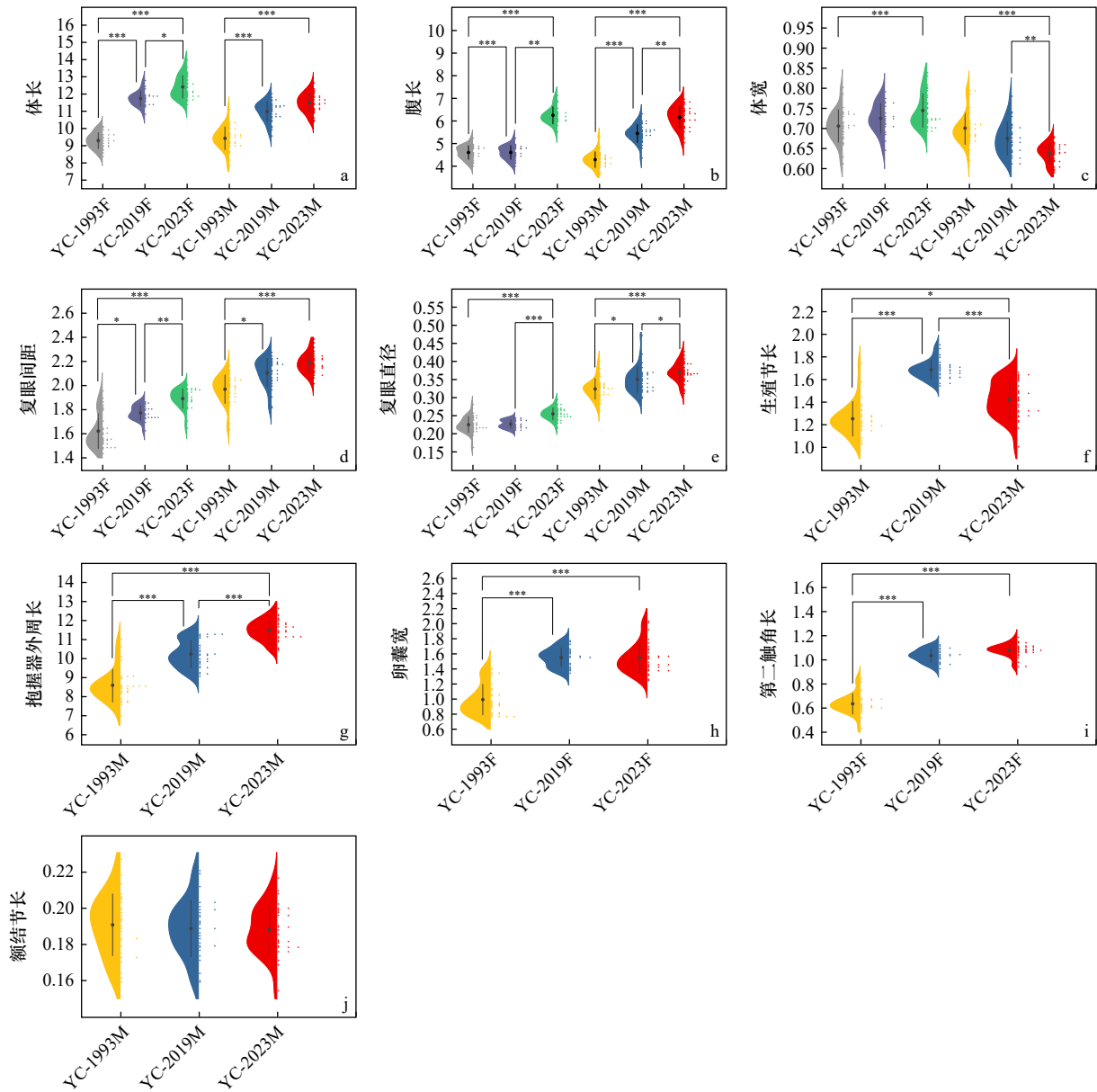


图1 3个卤虫群体的形态学差异分析

Fig. 1 Morphometrical variation analysis of three *Artemia* populations

F. 雌性; M. 雄性. 图中纵坐标为标准值, 标准值=形态学指标/头宽。*、**、***分别表示两组间差异显著($p < 0.05$)、非常显著($p < 0.01$)、极显著($p < 0.001$)

F. Female, M. Male. The y-axis represents standardized values, calculated as each morphological trait divided by head width. *, ** and *** respectively indicates a significant ($p < 0.05$), a very significant ($p < 0.01$), an extremely significant ($p < 0.001$) difference between the two groups

PC1 和 PC2 贡献率分别为 15.21% 和 4.66%。YC-1993 群体的个体比较分散, 而 YC-2019 群体和 YC-2023 群体的个体比较集中, 三者聚类模式存在明显差异。除 YC-1993 群体的部分个体外, PC1 不能将 3 个群体分开, PC2 可将 YC-2019 群体与其他两个群体区分开, 但 YC-1993 群体大部分个体与 YC-2023 群体聚在一起(图 3a)。系统发育树结果与主成分分析结果相似, YC-2019 群体聚在一起, 而 YC-1993 群体与 YC-2023 年群体相互交错, 表明 3 个群体存在一定程度的遗传

分化(图 3b)。

进一步分析显示, YC-2019 群体与 YC-2023 群体间的遗传分化系数(F_{st})为 0.087, 表明两者存在中度遗传分化($0.05 < F_{st} < 0.15$); YC-1993 群体与另外两个群体的 F_{st} 值为 0.151, 表明存在高度遗传分化($0.15 < F_{st} < 0.25$)。然而, 基于 Admixture 分析结果显示, 当 $K = 1$ 时, 交叉验证错误率最低(图 4), 表明 3 个群体尚未完全分化为独立居群。亲缘关系热图分析结果与主成分分析的结果相似, YC-1993 群体的 5 个个体

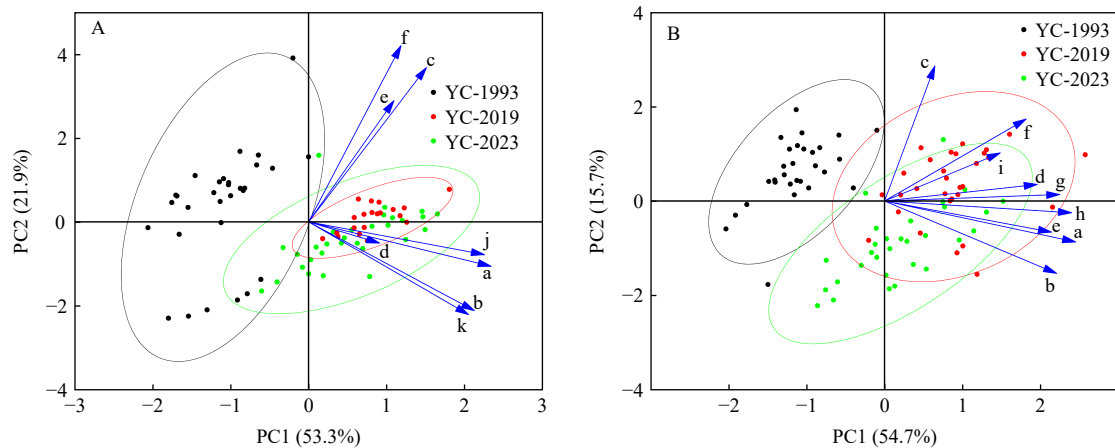


图 2 3 个卤虫群体形态学参数主成分分析(A. 雌性; B. 雄性)

Fig. 2 Principal component analysis of morphometrical data of three *Artemia* populations (A. Female; B. Male)

a. 体长, b. 腹长, c. 体宽, d. 复眼间距, e. 复眼直径, f. 头宽, g. 生殖节长, h. 抱握器外周长, i. 额结节长, j. 卵巢宽, k. 第二触角长
 a. Body length, b. abdominal length, c. body width, d. distance between compound eyes, e. diameter of compound eyes, f. head width, g. genital segment length, h. outer circumference of the clasping organ, i. frontal tubercle length, j. ovary width, k. length of the second antenna

表 2 3 个卤虫群体的遗传多样性指数

Table 2 Genetic diversity indexes of three *Artemia* populations

群体	期望等位基因数(E_a)	观测等位基因(O_a)	期望杂合度(H_e)	观测杂合度(H_o)	基因多样性指数(Nei)	多态性信息含量(PIC)	香农-威纳指数(I')
YC-1993	1.554	1.850	0.374	0.421	0.409	0.297	0.553
YC-2019	1.519	1.769	0.385	0.286	0.423	0.305	0.567
YC-2023	1.357	1.700	0.310	0.375	0.310	0.252	0.476

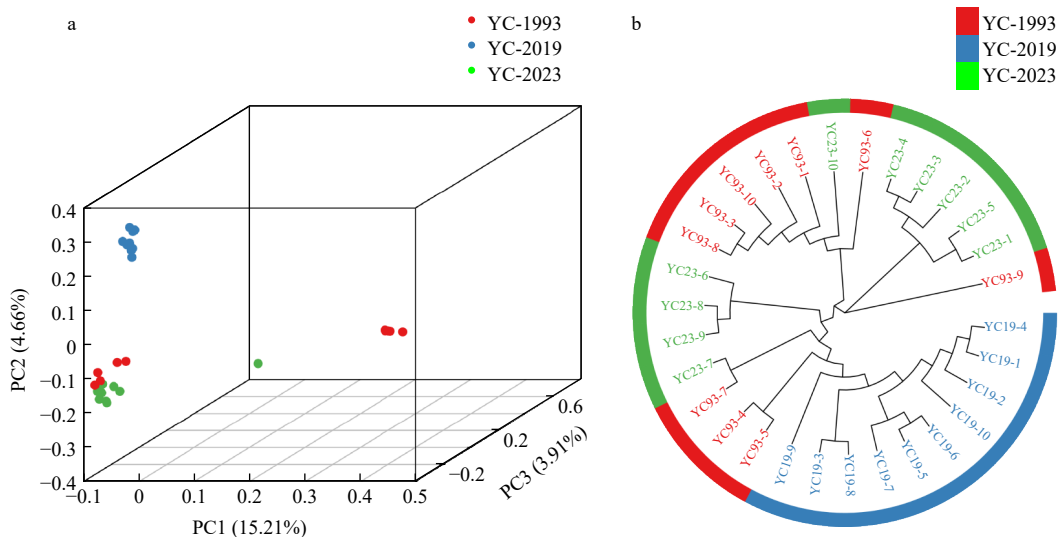


图 3 基于 SNP 的 3 个卤虫群体主成分分析(a); 3 个卤虫群体的邻接系统发育树(b)

Fig. 3 Principal component analysis of three *Artemia* populations based on SNPs (a); Neighbor-Joining phylogenetic tree of three *Artemia* populations (b)

聚为一个亚群,其余个体与 YC-2019 群体、YC-2023 群体聚类(图 5)。同一亚群内个体的遗传信息更相似,亲缘关系更近;反之,两个亚群间的遗传信息相似度较低,亲缘关系较远。

4 讨论

长期以来,全球气候变化与人类活动不但影响着水生生态系统的稳定性,而且可能影响生态系统中的

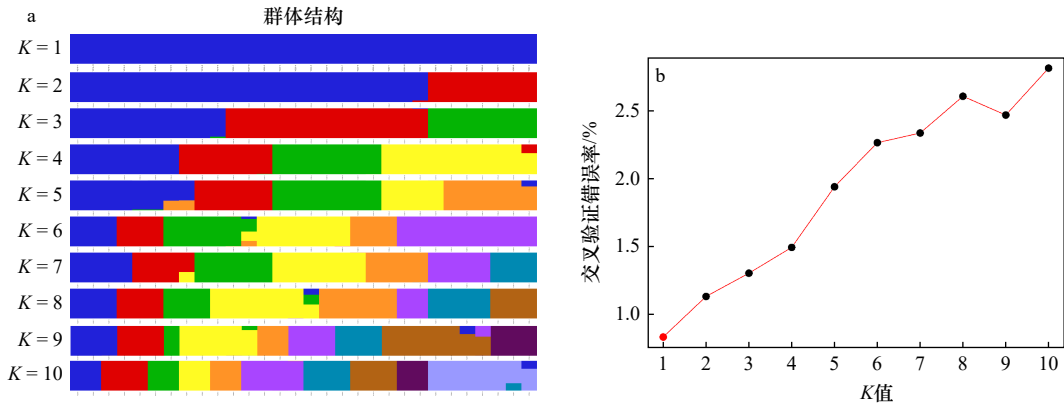


图4 Admixture 分析的群体分组结果(K=1至10)(a); 交叉验证错误率(b)

Fig. 4 Model-based population assignment by Admixture analysis for K = 1 to 10 (a); cross validation error rate (b)

(a) 中不同颜色代表模型推断出的不同祖先遗传组分, 每个个体的条形图中不同颜色的占比表示其对应祖先成分的比例

Each color represents an inferred ancestral genetic component in (a); the proportion of each color in an individual bar indicates the individual's estimated membership coefficient for that component

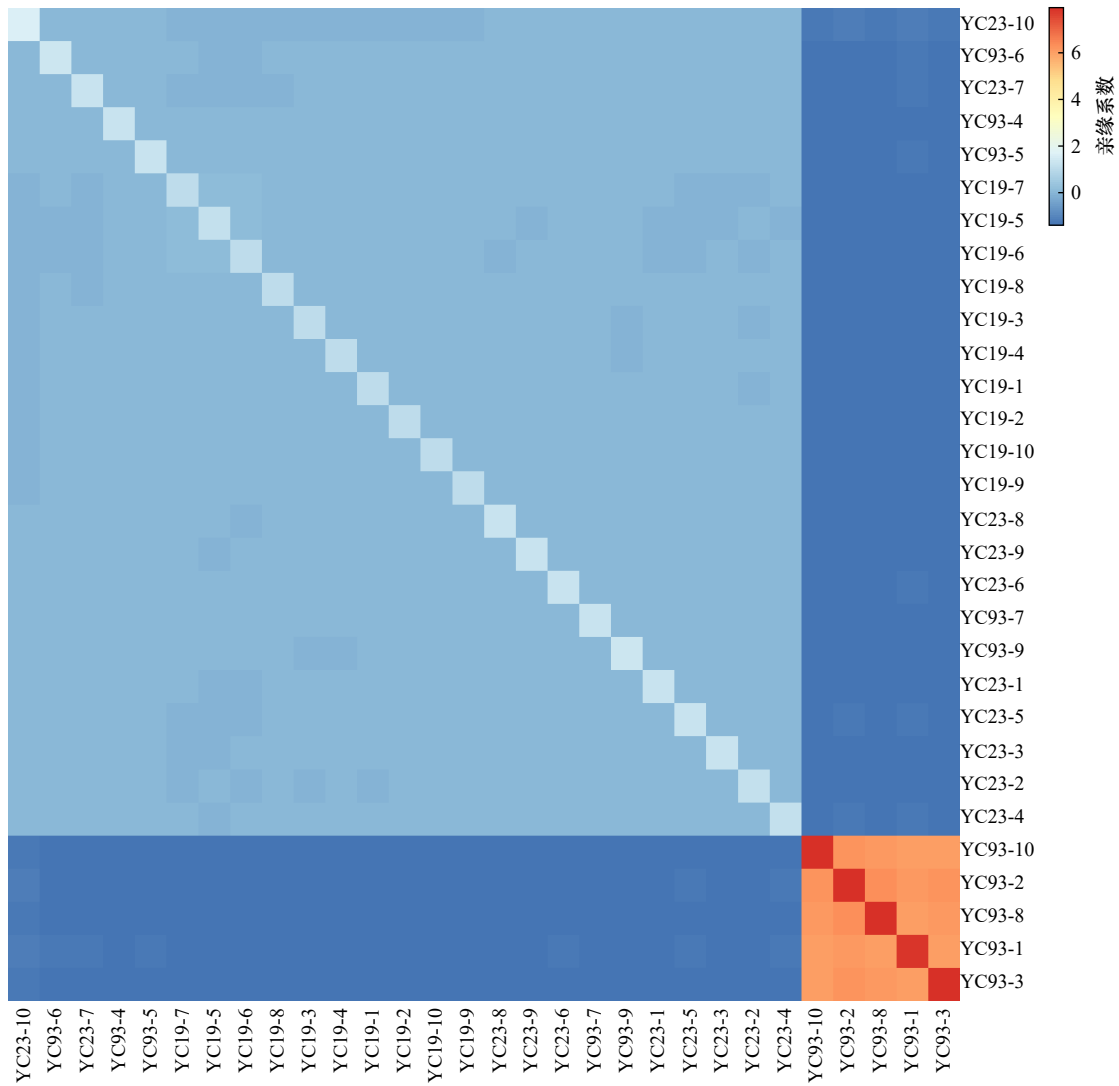


图5 3个卤虫群体的亲缘关系热图

Fig. 5 Heat map of kinship of three *Artemia* populations

图中颜色梯度对应亲缘系数, 颜色由蓝色向红色过渡表示亲缘关系系数逐渐升高, 个体间遗传相似度逐渐增强

The color gradient in the figure corresponds to the coefficient of kinship. The transition from blue to red indicates a gradual increase in the coefficient of kinship, meaning the genetic similarity between individuals gradually strengthens

物种分布、多样性水平及基因表达谱^[31]。在多种环境因子中,盐度是水生生态系统的主要胁迫因子,对生物的生存、分布及生理适应具有决定性作用^[32-34]。表型可塑性是生物适应环境的重要方式,对个体适应快速变化的环境具有重要意义。与多数水生动物相比,卤虫繁殖周期短、遗传变异性高,因此更易出现形态和遗传改变^[35]。研究表明,高盐度水域中的卤虫体型通常更小,且可能通过调控热休克蛋白基因的表达来适应长期高盐胁迫^[36-38]。此外,长期高温胁迫也会导致卤虫产生显著的适应性表型变化^[39]。

近 30 a, 实验室条件下培养的运城盐湖卤虫的形态学测量性状发生显著变化,成体体型呈上升趋势,而不同年份采收的卤虫卵径呈下降趋势。研究表明,将美国旧金山卤虫(*Artemia franciscana*)引入越南永洲盐田后,经过长期环境适应与养殖管理调控,其形态发生适应性变化,表现为卵径变小、体型变小^[40]。自然环境中,卤虫生长、生存及繁殖主要受食物、盐度和温度的影响,研究显示,1990-2022 年运城盐湖水域面积呈先减后增的趋势^[41],这一变化主要与降雨量和入湖水量相关,而盐度变化可能直接影响运城盐湖的盐度及卤虫的生长发育^[42]。韩学凯等^[43]观测到西藏拉果错盐湖 1996 和 2021 两个不同年代卤虫群体的成虫形态变化,1996 年卤虫在复眼间距、第二触角长和抱握器外周长指标上均极显著($p < 0.01$) 大于 2021 年卤虫,并推测这是由于该盐湖近年来所经历的气候变暖引起的盐度下降引起的。林峰等^[44]发现运城盐湖浮游生物群落结构和多样性受多种水环境因素的共同影响,与水温、盐度、各类氮含量、pH、COD 显著相关。与大多数天然盐湖不同,2015 年起运城盐湖采用“野生卤虫捕捞与设计卤虫养殖池可控养殖相结合”的方式^[45]。特别是自 2020 年起,运城盐湖开始实施“退盐还湖”政策,盐湖的工业生产完全停止,盐湖的生态功能逐渐恢复^[46],由此产生的盐湖水环境因子变化、卤虫饵料生物微藻丰富度的变化和增加等,可能对卤虫等浮游生物生存和生长起到促进作用。因此,运城盐湖卤虫形态学测量值上升可能是近年来自然或人为干预所导致的盐湖环境因子变化、卤虫的养殖和管理模式等多种因素互作用的结果,具体原因还有待于进一步探究。

群体遗传多样性是物种适应复杂环境的进化基础,更是种质资源评估的重要参考。其中多态信息含量(PIC)与杂合度是评估遗传多样性的两个关键指标。根据 PIC 指数,运城盐湖卤虫群体属于中度多态($0.25 < \text{PIC} < 0.5$);期望杂合度(H_e)与观测杂合度(H_o)范

围分别为 0.310~0.385 和 0.286~0.421。这些指标高于基于 SNP 标记的运城卤虫研究报告^[16],可能是因为所比较的群体不同,但低于使用微卫星标记获得的结果^[15],可能是因为分子标记类型本身的差异。YC-2019 期望杂合度与观测杂合度水平相反,可能是受到遗传漂变作用的影响。YC-2023 群体遗传多样性最低,这可能是由于近年来所经历的盐湖环境改变以及人类对卤虫养殖和管理的持续调控引起的。

物种的遗传结构是遗传变异在群体内、群体间及时间尺度上的分布格局,是生物在进化过程中响应自然环境选择压力与人为活动干扰共同塑造的结果,是理解物种适应性进化和制定有效保护策略的核心。系统发育树与主成分分析显示,YC-1993、YC-2019 和 YC-2023 这 3 个群体存在一定程度的遗传分化。 F_{st} 分析显示,YC-1993 群体与另外两个群体间存在高度遗传分化($F_{st} = 0.151$),而 YC-2019 群体与 YC-2023 群体间仅存在中度遗传分化($F_{st} = 0.087$)。遗传结构可能受群体规模、遗传漂变、物种扩散及自然选择等多种因素影响^[47],而时间尺度上的遗传变异主要受遗传漂变与遗传选择影响^[48]。Li 等^[7]研究发现西藏拉果错 1998 年、2007 年和 2019 年 3 个年份卤虫群体遗传多样性逐渐下降,不同年份的样本间存在显著的遗传分化,并推测这可能是遗传漂变和低盐度选择的结果。本研究发现运城盐湖 3 个卤虫群体间已出现中度至高度遗传分化,但 Admixture 分析显示三者起源于同一祖先。尽管 3 个群体存在时间遗传分化,但这些分化是在单一持续群体内部的动态变化。

尽管近年来运城盐湖卤虫的个体大小与产量有所增加,但仍面临气候变化、人类干预、盐湖面积不稳定等多重复杂因素的干扰^[16,42]。结合运城盐湖近年来的降雨量变化及人类干预情况,推测盐湖环境因子变化与独特的养殖管理模式可能是卤虫形态及时间尺度遗传变异的主要原因。此外,鉴于卤虫遗传多样性呈下降趋势,有必要:(1)建立运城盐湖卤虫种质资源库,保护遗传多样性;(2)构建涵盖盐度、种群结构与遗传多样性指标的长期动态监测体系;(3)制定基于科学评估的捕捞配额,规范养殖活动;(4)划定遗传资源核心保护区,在盐湖内选择 2~3 个代表性水域,设立常年禁捕的种质资源保育区,作为自然基因库维持种群演化进程,以实现盐湖生物资源的可持续发展。

5 结论

本研究对比分析了近 30 a 山西运城盐湖卤虫的形态学与遗传特征,发现成虫形态参数上升、卵径下

降、遗传多样性降低及群体间中度至高度遗传分化。这些变化可能源于环境变化及独特养殖管理模式引发的遗传选择与遗传漂变。本研究为运城盐湖

卤虫种质资源保护提供了依据,同时也为海洋环境监测标准化生物品系的筛选和全球变化下海洋浮游动物适应性进化研究提供了方法支撑与理论参考。

参考文献:

- [1] Sorgeloos P, Dhert P, Candreva P. Use of the brine shrimp, *Artemia* spp., in marine fish larviculture[J]. *Aquaculture*, 2001, 200(1/2): 147–159.
- [2] Van Stappen G, Sorgeloos P, Rombaut G. Manual on *Artemia* production and use[R]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2024.
- [3] Wurtsbaugh W A, Maciej Gliwicz Z. Limnological control of brine shrimp population dynamics and cyst production in the Great Salt Lake, Utah[J]. *Hydrobiologia*, 2001, 466(1/3): 119–132.
- [4] Van Stappen G, Sui Liying, Hoa V N, et al. Review on integrated production of the brine shrimp *Artemia* in solar salt ponds[J]. *Reviews in Aquaculture*, 2020, 12(2): 1054–1071.
- [5] Aladin N V, Gontar V I, Zhakova L V, et al. The zoocenosis of the Aral Sea: six decades of fast-paced change[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, 26(3): 2228–2237.
- [6] Asem A, Eimanifar A, van Stappen G, et al. The impact of one-decade ecological disturbance on genetic changes: a study on the brine shrimp *Artemia urmiana* from Urmia Lake, Iran[J]. *PeerJ*, 2019, 7: e7190.
- [7] Li Wenjie, Chen Panpan, Sui Liying, et al. Temporal genetic variation mediated by climate change-induced salinity decline, a study on *Artemia* (Crustacea: Anostraca) from Kyëbxang Co, a high altitude salt lake on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Gene*, 2024, 902: 148160.
- [8] Wang Feipeng, Feng Jia, Wang Jie, et al. Phylogenetic and morphological investigation of a dunaliella strain isolated from Yuncheng Salt Lake, China[J]. *Acta Geologica Sinica - English Edition*, 2014, 88(S1): 106–107.
- [9] Zheng Mianping. Resources and eco-environmental protection of salt lakes in China[J]. *Environmental Earth Sciences*, 2011, 64(6): 1537–1546.
- [10] 王传旭, 杨静, 王卓, 等. 运城盐湖细菌群落结构及生态多样性分析[J]. *微生物学报*, 2024, 64(6): 1906–1921.
Wang Chuanxu, Yang Jing, Wang Zhuo, et al. Community structure and ecological diversity of bacteria in Yuncheng Salt Lake[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2024, 64(6): 1906–1921.
- [11] Li Xin, Yu Yinghui. Biodiversity and screening of halophilic bacteria with hydrolytic and antimicrobial activities from Yuncheng Salt Lake, China[J]. *Biologia*, 2015, 70(2): 151–156.
- [12] Zhang Lei, King C E. Genetic variation in sympatric populations of diploid and polyploid brine shrimp (*Artemia parthenogenetica*)[J]. *Genetica*, 1992, 85(3): 211–221.
- [13] Eimanifar A, Wink M. Fine-scale population genetic structure in *Artemia urmiana* (Günther, 1890) based on mtDNA sequences and IS-SR genomic fingerprinting[J]. *Organisms Diversity & Evolution*, 2013, 13(4): 531–543.
- [14] Saad Y M, El-Sebaie H E A, Mahoud N H, et al. Reconstruction of phylogenetic relations among some *Artemia* species[J]. *Life Science Journal*, 2014, 11(8): 822–826.
- [15] Han Xuekai, Xu Ruyi, Zheng Yuyu, et al. Development of EST-SSR markers and genetic diversity analysis among three *Artemia* species from different geographic populations[J]. *Crustaceana*, 2019, 92(7): 841–851.
- [16] Li Ke, Zhang Rui, Sui Liying, et al. Genetic structure of ten *Artemia* populations from China: cumulative effects of ancient geological events, climatic changes, and human activities[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2024, 11: 1375641.
- [17] 李科. 世界主要产区卤虫种群的群体遗传学研究、品系鉴定及物种分布模型构建[D]. 天津: 天津科技大学, 2024.
Li Ke. *Artemia* population genetics analysis, strains identification, and species distribution modeling of *Artemia* populations in world main production areas[D]. Tianjin: Tianjin University of Science and Technology, 2024.
- [18] 唐立群, 肖层林, 王伟平. SNP 分子标记的研究及其应用进展[J]. *中国农学通报*, 2012, 28(12): 154–158.
Tang Liqun, Xiao Cenglin, Wang Weiping. Research and application progress of SNP markers[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(12): 154–158.
- [19] 李科, 任翊卓, 韩学凯, 等. 无效基因 *fruitless* 参与卤虫 *Artemia franciscana* 的生殖调控研究[J]. *海洋学报*, 2023, 45(10): 114–122.
Li Ke, Ren Yizhuo, Han Xuekai, et al. Reproductive regulation of *fruitless* gene in brine shrimp *Artemia franciscana*[J]. *Haiyang Xuebao*, 2023, 45(10): 114–122.
- [20] Cohen R G, Rodríguez Gil S G, Vélez C G. The post-embryonic development of *Artemia persimilis* Piccinelli & Prosdocimi[J]. *Hydrobiologia*, 1998, 391(1/3): 63–80.
- [21] Sun Xiaowen, Liu Dongyuan, Zhang Xiaofeng, et al. SLAF-seq: an efficient method of large-scale *de novo* SNP discovery and genotyping using high-throughput sequencing[J]. *PLoS One*, 2013, 8(3): e58700.
- [22] Li Heng, Durbin R. Fast and accurate short read alignment with Burrows–Wheeler transform[J]. *Bioinformatics*, 2009, 25(14): 1754–1760.
- [23] McKenna A, Hanna M, Banks E, et al. The Genome Analysis Toolkit: a MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data[J]. *Genome Research*, 2010, 20(9): 1297–1303.

- [24] Li Heng, Handsaker B, Wysoker A, et al. The sequence alignment/map format and SAMtools[J]. *Bioinformatics*, 2009, 25(16): 2078–2079.
- [25] Catchen J, Hohenlohe P A, Bassham S, et al. Stacks: an analysis tool set for population genomics[J]. *Molecular Ecology*, 2013, 22(11): 3124–3140.
- [26] Price A L, Patterson N J, Plenge R M, et al. Principal components analysis corrects for stratification in genome-wide association studies[J]. *Nature Genetics*, 2006, 38(8): 904–909.
- [27] Kumar S, Stecher G, Li M, et al. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2018, 35(6): 1547–1549.
- [28] Alexander D H, Novembre J, Lange K. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals[J]. *Genome Research*, 2009, 19(9): 1655–1664.
- [29] Yang Jian, Lee S H, Goddard M E, et al. GCTA: a tool for genome-wide complex trait analysis[J]. *The American Journal of Human Genetics*, 2011, 88(1): 76–82.
- [30] Botstein D, White R L, Skolnick M, et al. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms[J]. *American Journal of Human Genetics*, 1980, 32(3): 314–331.
- [31] Lavergne S, Mouquet N, Thuiller W, et al. Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2010, 41: 321–350.
- [32] Velasco J, Gutiérrez-Cánovas C, Botella-Cruz M, et al. Effects of salinity changes on aquatic organisms in a multiple stressor context[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2019, 374(1764): 20180011.
- [33] Ge Qianqian, Li Zhengdao, Li Jitao, et al. Effects of acute salinity stress on the survival and prophenoloxidase system of *Exopalaemon carinicauda*[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2020, 39(4): 57–64.
- [34] Yao Xiaocui, Meng Lifang, Zhao Wangli, et al. Changes in the morphology traits, anatomical structure of the leaves and transcriptome in *Lycium barbarum* L. under salt stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1090366.
- [35] Manfra L, Savorelli F, Di Lorenzo B, et al. Intercalibration of ecotoxicity testing protocols with *Artemia franciscana*[J]. *Ecological Indicators*, 2015, 57: 41–47.
- [36] Ravanbakhsh R, Agh N, Nouraein M, et al. Prolonged ecological changes can affect morphometrics and gene expression profile? Focusing on *Hsp-70* and NLHS-induced *Hsp-70* of *Artemia urmiana*[J]. *Environmental Research*, 2023, 238: 117254.
- [37] Litvinenko L I, Boyko E G. The morphological characteristics of *Artemia* shrimps from Siberian populations[J]. *Inland Water Biology*, 2008, 1(1): 37–45.
- [38] Naceur H, Jenhani A, Romdhane M. Influence of environmental factors on the life cycle and morphology of *Artemia salina* (Crustacea: Anostraca) in Sabkhet El Adhibet (SE Tunisia)[J]. *Biological Letters*, 2011, 48(1): 67–83.
- [39] Pais-Costa A J, Lievens E J P, Redón S, et al. Phenotypic but no genetic adaptation in zooplankton 24 years after an abrupt +10°C climate change[J]. *Evolution Letters*, 2022, 6(4): 284–294.
- [40] Kappas I, Abatzopoulos T J, Van Hoa N, et al. Genetic and reproductive differentiation of *Artemia franciscana* in a new environment[J]. *Marine Biology*, 2004, 146(1): 103–117.
- [41] He Qicheng, Zhang Zhihao, Zhang Yuan, et al. Spatiotemporal evolution and driving mechanisms of ecological risk in the Yuncheng Salt Lake Wetland, China[J]. *Water*, 2025, 17(4): 524.
- [42] 刘畅, 马超. 运城盐湖 31 年植被与水体指标变化及驱动力分析[J]. 河南理工大学学报 (自然科学版), 2021, 40(5): 80–89, 180.
Liu Chang, Ma Chao. On the change of vegetation and water indicators and driving forces in Yanhu district of Yuncheng city in the past 31 years[J]. *Journal of Henan Polytechnic University (Natural Science)*, 2021, 40(5): 80–89, 180.
- [43] 韩学凯, 张睿, 扎西拉姆, 等. 气候变暖诱发青藏高原盐湖变淡对拉果错卤虫形态变化和遗传变异的影响[J]. *中国水产科学*, 2024, 31(8): 978–987.
Han Xuekai, Zhang Rui, Lhamo T, et al. Effects of climate warming-induced desalination of salt lakes on morphological changes and genetic variation of *Artemia* in Lagkor Co, Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2024, 31(8): 978–987.
- [44] 林峰, 冯民权, 李鸿彬. 运城盐湖浮游生物群落结构及多样性的季节差异[J]. *环境科学与技术*, 2025, 48(11): 37–49.
Lin Feng, Feng Minquan, Li Hongbin. Seasonal differences in the plankton community structure and diversity in Yuncheng Salt Lake[J]. *Environmental Science & Technology*, 2025, 48(11): 37–49.
- [45] 景晓娜. 运城盐湖卤虫开发现状与建议[J]. *盐科学与化工*, 2020, 49(3): 1–2.
Jing Xiaona. Development status and suggestions of *Artemia* in Yuncheng Salt Lake[J]. *Journal of Salt Science and Chemical Industry*, 2020, 49(3): 1–2.
- [46] 张宇, 张婕, 郭东罡. 运城盐湖生物多样性研究: 过去、挑战与未来[J]. *新兴科学与技术趋势*, 2024, 3(4): 333–344.
Zhang Yu, Zhang Jie, Guo Donggang. Research on biodiversity in Yuncheng salt lake: the past, the challenges, and the future[J]. *Emerging Science and Technology*, 2024, 3(4): 333–344.
- [47] Mathur S, DeWoody J A. Genetic load has potential in large populations but is realized in small inbred populations[J]. *Evolutionary Applications*, 2021, 14(6): 1540–1557.
- [48] Wright S. *Evolution and the Genetics of Populations. Volume 2: The Theory of Gene Frequencies*[M]. Chicago: The University of Chicago Press, 1969.

附录

表 A1 3个卤虫群体的水合卵径
Table A1 Hydrated cyst diameter of three *Artemia* populations

群体	YC-1993	YC-2019	YC-2023
平均卵径/ μm	254.28 \pm 12.95 ^a	252.51 \pm 12.18 ^{ab}	250.35 \pm 12.73 ^b

注:表中数据以平均值 \pm 标准差表示;数据右上角不同小写字母表示不同群体间差异显著($p < 0.05$),含有相同字母表示差异不显著。

表 A2 30个卤虫样本最终组装的 SLAF 数据汇总
Table A2 Summary of SLAF data collected in the final assembly of 30 samples of *Artemia*

群体	样品 ID	总Reads 数	GC 含量/%	Q_{30} 比例 (%)	SLAF 数量	总测序深度	平均测序深度
YC-2019	YC19-1	7 730 082	36.96	91.89	128 700	2 693 397	20.927 7
YC-2019	YC19-2	9 128 422	36.50	91.87	134 211	3 195 396	23.808 7
YC-2019	YC19-3	8 677 512	37.23	92.31	134 580	3 039 460	22.585 0
YC-2019	YC19-4	7 565 912	36.68	92.06	129 481	2 651 116	20.474 9
YC-2019	YC19-5	9 054 058	36.63	91.90	132 390	3 145 646	23.760 5
YC-2019	YC19-6	10 202 738	36.61	92.07	138 366	3 542 986	25.606 0
YC-2019	YC19-7	10 577 008	37.14	91.72	140 711	3 726 514	26.483 5
YC-2019	YC19-8	7 837 192	36.89	91.56	133 090	2 739 000	20.580 1
YC-2019	YC19-9	10 243 238	37.20	91.56	149 720	3 553 052	23.731 3
YC-2019	YC19-10	8 848 634	37.20	91.55	141 781	3 115 994	21.977 5
YC-2023	YC23-1	3 813 192	38.35	95.51	158 604	1 004 285	6.332 0
YC-2023	YC23-2	4 431 566	36.13	95.43	178 285	1 509 089	8.464 5
YC-2023	YC23-3	4 187 818	36.72	95.45	177 335	1 367 148	7.709 4
YC-2023	YC23-4	4 496 128	36.37	95.33	181 340	1 494 317	8.240 4
YC-2023	YC23-5	3 418 262	36.23	95.53	163 679	1 133 275	6.923 8
YC-2023	YC23-6	3 722 144	37.55	95.70	163 969	1 082 619	6.602 6
YC-2023	YC23-7	3 568 966	37.69	95.67	160 624	1 035 437	6.446 3
YC-2023	YC23-8	4 270 412	37.38	95.38	170 823	1 257 894	7.363 7
YC-2023	YC23-9	3 507 526	37.48	95.49	163 502	1 008 386	6.167 4
YC-2023	YC23-10	4 805 234	38.10	95.15	160 080	826 324	5.161 9
YC-1993	YC93-1	3 045 370	36.90	95.33	49 050	373 637	7.617 5
YC-1993	YC93-2	4 008 736	36.52	95.46	53 772	500 266	9.303 5
YC-1993	YC93-3	3 343 790	36.42	95.65	49 779	425 918	8.556 2
YC-1993	YC93-4	3 491 636	36.74	95.51	168 186	1 137 129	6.761 1
YC-1993	YC93-5	3 505 134	36.83	95.71	165 605	1 139 004	6.877 8
YC-1993	YC93-6	2 390 254	36.81	95.45	140 956	772 447	5.480 1
YC-1993	YC93-7	3 771 782	36.73	95.28	176 151	1 195 748	6.788 2
YC-1993	YC93-8	3 827 588	37.26	95.82	48 863	428 842	8.776 4
YC-1993	YC93-9	2 987 962	36.83	95.70	155 639	962 015	6.181 1
YC-1993	YC93-10	3 110 194	36.52	95.56	48 361	384 469	7.950 0

Morphological and genetic variation of *Artemia sinica* in Yuncheng Salt Lake over the past 30 years

Wan Xuerui¹, Li Yunjie², Wang Chuanxu², Zhang Rui¹, Li Xin², Yu Huiying², Sui Liying¹, Han Xuekai^{1,3}

(1. Tianjin University of Science and Technology, Asian Regional Artemia Reference Center, Tianjin 300457; 2. Shanxi Key Laboratory of Yuncheng Salt Lake Ecological Protection and Resource Utilization, Yuncheng University, Yuncheng, 044000, China; 3. Institute of Fisheries Science, Tibet Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Lhasa 850032, China)

Abstract: *Artemia* is important live bait in the cultivation of marine fish and crustacean seedlings, with more than 90% derived from wild *Artemia* resources. In order to study the effects of environmental changes and the unique aquaculture and harvest management on the morphometrical and genetic characteristics of *Artemia* in Yuncheng Salt Lake, Shanxi Province in the past 30 years, *Artemia* cysts collected in 1993 (YC-1993), 2019 (YC-2019) and 2023 (YC-2023) from Yuncheng Salt Lake were cultured and morphometrical measurements were conducted. Specific-locus amplified fragments sequencing (SLAF-seq) was used for population genetics analysis. The results showed that the YC-2023 group was extremely significantly larger than the YC-1993 group in terms of body length, abdominal length, ovary width, interocular distance, eye diameter, second antenna length, and peripheral claspers, while the cyst diameter of the YC-2023 group was significantly smaller than that of the YC-1993 group. The results of genetic analysis showed that the YC-2023 group had the lowest genetic diversity. The polymorphism information content (PIC) of three populations was between 0.252 and 0.305, showing moderate polymorphism ($0.25 < \text{PIC} < 0.5$). The F_{st} value of the genetic differentiation coefficient between the YC-2019 and YC-2023 populations is 0.087, indicating moderate genetic differentiation ($0.05 < F_{st} < 0.15$). However, the F_{st} value between the YC-1993 and the other two populations is 0.151, indicating a high degree of genetic differentiation ($0.15 < F_{st} < 0.25$). Phylogenetic tree, principal component analysis, the kinship heat map and Admixture analysis further revealed that although there was a certain degree of genetic differentiation among the three populations, their genetic information originated from the same original ancestor. The morphometrical traits and genetic variations of Yuncheng *Artemia* may result from genetic selection and genetic drift caused by the environmental changes that Yuncheng Salt Lake has undergone in recent years, and unique aquaculture and harvest management. This study will provide theoretical support for the conservation and utilization of *Artemia* germplasm resources in Yuncheng Salt Lake.

Key words: Yuncheng Salt Lake; *Artemia*; genetic diversity; genetic structure; germplasm