

# 基于线粒体 *ND2* 基因的直翅目部分种类 分子系统发育分析

白洁 黄原\*

陕西师范大学生命科学学院 西安 710062

**摘要:**测定了 39 种直翅目昆虫线粒体 *ND2* 基因全长序列,联合 GenBank 中 41 种直翅目昆虫的 *ND2* 基因序列,探讨 *ND2* 基因在解决直翅目系统发育分析上的功效,为建立直翅目的主要类群之间稳定的系统发育关系提供更多的数据。研究表明,直翅目昆虫的 *ND2* 基因序列全长为 996~1 029 bp,平均长度为 1 020 bp,A + T 含量平均为 73%。用贝叶斯法(Bayesian, BI)、最简约法(maximum parsimony, MP)和最大似然法(maximum likelihood, ML)构建系统树,SH 检验显示,RAxML 法构建的 ML 树似然值最大,与 PAUP\* 的 ML 法构建的 ML 树差异显著,而与贝叶斯树和简约树没有明显差异。所有系统树都显示直翅目为单系群;而蝗亚目的剑角蝗科、网翅蝗科、槌角蝗科和斑腿蝗科均不是单系群,锥头蝗科与瘤锥蝗科亲缘关系较近,这与 Otte 分类系统一致。螽亚目基本由两大分支构成,一支是螞蛄总科和蟋蟀总科聚集而成,且具有很高的置信度;另一大分支由螽斯总科独自构成。

**关键词:**直翅目;*ND2*;系统发育

**中图分类号:**Q959 **文献标识码:**A **文章编号:**0250-3263(2012)04-01-10

## The Molecular Phylogenetic Analysis of Some Species of Orthoptera Based on Mitochondrial *ND2* Gene

BAI Jie HUANG Yuan\*

College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

**Abstract:**The complete sequences of *ND2* gene from 39 Orthoptera species were sequenced in this study and those of 41 species downloaded from GenBank were used to construct the robust phylogenetic relationships of these Orthoptera species and to explore their phylogenetic utility and performance. The results indicated that the complete sequence length of *ND2* gene was 996–1 029 bp with average length of 1 020 bp, A + T content was 73%. The SH test of phylogenetic trees reconstructed using four methods showed that the maximum likelihood tree from RAxML method was not significantly different from that of maximum parsimony or Bayesian method, but was significantly different from that of maximum likelihood method using the PAUP\*. The Orthoptera showed monophyly, while Acrididae, Arcypteridae, Gomphocerinae and Catantopidae were not monophyletic groups; meanwhile the relationship between Pyrgomorphidae and Chrotogonidae was much closer, which was consistent with the Otte's classification system, and thus we suggested to merge them as one family. Some disputes still existed on the status of the Pamphagidae. Ensifera was divided into two branches. Gryllotalpidae

**基金项目** 国家自然科学基金项目(No. 30970346, 31172076),中央高校基本科研业务费专项资金(No. GK201001004);

\* 通讯作者, E-mail: yuanh@snnu.edu.cn;

**第一作者介绍** 白洁,女,硕士研究生;研究方向:分子系统学;E-mail: baijie0103@163.com。

**收稿日期:**2011-12-19, **修回日期:**2012-04-28

and Gryllidae were grouped into one clade with high confidence, and the Tettigoniidae was regarded as another independent clade.

**Key words:** Orthoptera; *ND2*; Phylogeny

直翅目(Orthoptera)昆虫种类繁多,分布广泛,Handlirsh 等将直翅目分为 2 个亚目,即短瓣亚目(蝗亚目 Caelifera)和剑瓣亚目(螽亚目 Ensifera),一直沿用到现在<sup>[1]</sup>。迄今为止,已有众多学者分别从形态和细胞等水平对其进行过研究。许升全等<sup>[2]</sup>对蝗总科昆虫雌性生殖器下生殖板形态学研究的结果显示,网翅蝗科和槌角蝗科为姊妹群。奚耕思等<sup>[3]</sup>对蝗总科 8 科 28 属 38 种蝗虫的精子超微结构进行研究,认为 8 科蝗虫从演化上可分为三大类,癩蝗科为最原始类群,瘤锥蝗科和锥头蝗科为第二类,网翅蝗科等其他 5 科为第三类。近年来 DNA 序列数据被广泛应用于生物各类群系统发育关系的分析和重建中,已有很多学者分别利用不同的分子标记对直翅目部分物种的系统发育关系进行了研究,印红等<sup>[4]</sup>对蝗总科部分种类 16S rRNA 的分子系统发育关系研究认为,蝗总科 8 科的起源关系为:锥头蝗科→瘤锥蝗科→癩蝗科→斑翅蝗科→剑角蝗科→网翅蝗科和槌角蝗科→斑腿蝗科;锥头蝗科与瘤锥蝗科关系较近,是蝗总科内最原始的类群;槌角蝗科和网翅蝗科互为姐妹群,与最进化的斑腿蝗科关系较近。Flook 等<sup>[5]</sup>首先用线粒体 12S rRNA 和 16S rRNA 基因序列数据构建了短瓣亚目 6 个总科的系统发育树,结果显示,蝗亚目及其传统意义上的各总科除癩蝗总科以外都是单系群;传统意义上的癩蝗总科分类单元中,癩蝗科(Pamphagidae)落在经典的蝗科各亚科之间,而锥头蝗科(Pyrgomorphae)与牛蝗总科(Pneumoroidea)更接近,因此锥头蝗科与癩蝗科雄性外生殖器的形态相似性可能是同塑(homoplastic,包括趋同和平行)进化的结果。芦荣胜<sup>[6]</sup>应用斑腿蝗科 9 亚科 30 种及 1 种癩蝗(外群)的线粒体基因 *Cyt b*、16S rDNA 以及核基因 28S rDNA 的部分片段,探讨了斑腿蝗科 9 亚科的系统发育关系。张建珍等<sup>[7]</sup>运用

RAPD 技术对网翅蝗科的 4 种蝗虫 24 个个体的基因组 DNA 进行了多态性分析,结果显示,网翅蝗科 4 种蝗虫分为两支,同属的物种首先聚在一起,基于 RAPD 图谱的分子系统树所展示的物种间亲缘关系与传统的形态分类结果基本一致。

NADH 脱氢酶第二亚基(*ND2*)作为线粒体电子传递链复合体的组分之一,与线粒体其他蛋白质编码基因和 rRNA 基因相比,*ND2* 基因具有更快的进化速率,许多学者已经将 *ND2* 基因序列应用于动物分子系统学的研究。Chapco 等<sup>[8]</sup>利用线粒体 COI、COII、*Cyt b*、*ND2* 和 16S rRNA 基因序列检测了黑蝗亚科(Melanoplinae)的起源及扩散模式假说;Amédégato 等<sup>[9]</sup>利用线粒体 *Cyt b*、COI、COII 和 *ND2* 基因序列再次检测了黑蝗亚科的起源及其在大陆板块内的迁移扩散模式假说,其分析结果不仅支持“黑蝗亚科起源于美洲大陆某地然后扩散到旧大陆(欧亚大陆)”的假说,而且确定南美洲是黑蝗亚科的起源地,其扩散方向是南美洲→北美洲→欧亚大陆,与从前确信的扩散方向相反;Nigro 等<sup>[10]</sup>联合 *ND2* 基因部分序列、3 个 tRNA 基因和 CO I 基因部分序列分析了果蝇系统发育关系。*ND2* 基因作为分子标记除了与其他基因联合使用外还可以单独应用于系统发育研究中,如丁方美等<sup>[11]</sup>利用 *ND2* 基因作为分子标记对斑翅蝗科部分种类昆虫的系统发育关系进行了分析,癩蝗亚科和异癩蝗亚科没能得到区分,而斑翅蝗亚科和飞蝗亚科的分属地位还存在争议。但这些研究都在探讨直翅目各类群之间的系统发育关系,且大多研究都主要集中在蝗总科。本研究测定了部分直翅目物种线粒体 *ND2* 基因全长序列,并与 GenBank 中 41 种直翅目昆虫的 *ND2* 基因序列联合起来,旨在探讨 *ND2* 基因在解决直翅目系统发育分析上的功效,并与以前由其他数据获得的系统发育关系

进行比较,为建立稳定的直翅目的主要类群之间的系统发育关系提供更多的数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料 所用的直翅目 12 科 80 个物种的

*ND2* 基因序列,其中包括本实验室测定的 7 科 39 种以及在 GenBank 中下载的 41 种的 *ND2* 基因序列,以蜚蠊目的德国小蠊 (*Blattella germanica*) 和等翅目的光亮散白蚁 (*Reticulitermes hageni*) 作为外群(表 1)。

表 1 样本信息

Table 1 The information of the researched samples

分类地位 Taxonomic	种名 Species	采集地点 Collect places	GenBank 号
斑腿蝗科 Catantopidae	越北胸斑蝗 <i>Apalacris tonkinensis</i>	云南孟腊	JQ283247
	黑膝胸斑蝗 <i>A. nigrogeniculata</i>	云南孟腊	JQ283248
	小卵翅蝗 <i>Caryanda elegans</i>	云南勐仑	JQ283249
	云南卵翅蝗 <i>C. yunnana</i>	云南孟腊	JQ283250
	柯氏无翅蝗 <i>Zubovskia koeppeni</i>	内蒙古牙克石	JQ283251
	中华越北蝗 <i>Tonkinacris sinensis</i>	贵州荔波	JQ283263
	紫胫长夹蝗 <i>Choroedocus violaceiceps</i>	云南普洱	JQ283252
	长翅燕蝗 <i>Eirnephilus longipennis</i>	河北尉县	JQ283253
	罗浮山疹蝗 <i>Ecphymacris ofaoshana</i>	云南孟腊	JQ283254
	华阴腹露蝗 <i>Fruhstorferiola huayinensis</i>	陕西长安	JQ283255
	峨眉腹露蝗 <i>F. omei</i>	陕西柞水	JQ283256
	斑角蔗蝗 <i>Hieroglyphus annulicornis</i>	浙江杭州	JQ283257
	斑腿勐腊蝗 <i>Menglacris maculata</i>	云南普洱菜阳河	JQ283258
	日本稻蝗 <i>Oxya japonica</i>	海南三亚	JQ283259
	无齿稻蝗 <i>O. adentata</i>	陕西长安	JQ283260
	霍山蹦蝗 <i>Sinopodisma houshana</i>	陕西柞水	JQ283261
	贵州蹦蝗 <i>S. guizhouensis</i>	贵州水城	JQ283262
	小凸额蝗 <i>Traulia minuta</i>	云南孟腊	JQ283264
	日本黄脊蝗 <i>Patanga japonica</i>	陕西长安	JQ283265
	秦岭小蹦蝗 <i>Pedopodisma tsinlingensis</i>	陕西长安	JQ283266
	短角外斑腿蝗 <i>Xenocatantops brachycerus</i>	陕西长安	JQ283267
	大斑外斑腿蝗 <i>X. humili</i>	陕西长安	JQ283268
	网翅蝗科 Arcypteridae	青脊竹蝗 <i>Ceracris nigricornis nigricorn</i>	云南孟腊
黑膝异爪蝗 <i>Euchorthippus fusigeniculatus</i>		云南孟腊	JQ283270
剑角蝗科 Acrididae	理塘白蚊蝗 <i>Leuconemacris litangensis</i>	四川理塘	JQ283271
	中华蚱蜢 <i>Acrida cinerea</i>	陕西长安	JQ283272
癩蝗科 Pamphagidae	云南卡蝗 <i>Carsula yunnana</i>	云南宁普	JQ283273
	友谊华癩蝗 <i>Sinotmethis amicus</i>	新疆温泉	JQ283274
瘤锥蝗科 Chrotogonidae	西藏澜沧蝗 <i>Mekongiella xizangensis</i>	西藏工布江达县	JQ283275
	乡城湄公蝗 <i>M. xiangchengensis</i>	四川乡城	JQ283276
	云南蝗 <i>Yunnanites coriacea</i>	云南昆明	JQ283277
草螽科 Conocephalidae	斑翅草螽 <i>Conocephalus maculatus</i>	河北顺平	JQ283279
露螽科 Phaneropteridae	陈氏掩耳螽 <i>Elimaea cheni</i>	湖南石门	JQ283280
螽斯科 Tettigoniidae	暗褐国螽 <i>Gampsocleis sedakovii</i>	河北涿鹿	JQ283281
	中华寰螽 <i>Atlanticus sinensis</i>	河北保定	JQ283278
蟋蟀科 Gryllidae	多伊棺头蟋 <i>Loxoblemmus doenitzi</i>	河北保定	JQ283282
	银川油葫芦 <i>Teleogryllus infernalis</i>	河北蔚县	JQ283283
斑腿蝗科 Catantopidae	中华稻蝗 <i>Oxya chinensis</i>		EF437157
	长翅幽蝗 <i>Ognevia longipennis</i>		EU914848
	沙漠蝗 <i>Schistocerca gregaria gregaria</i>		GQ491031
	四川凸额蝗 <i>Traulia szetschuanensis</i>		EU914849

续表 1

分类地位 Taxonomic	种名 Species	采集地点 Collect places	GenBank 号
	北极翘尾蝗 <i>Primna arctica</i>		GU294758
网翅蝗科 Arcypteridae	中华雏蝗 <i>Chorthippus chinensis</i>		EU029161
	隆额网翅蝗 <i>Arcyptera coreana</i>		GU324311
剑角蝗科 Acrididae	威廉蚱蜢 <i>Acrida willemsei</i>		EU938372
	白纹佛蝗 <i>Phlaeoba albonema</i>		EU370925
斑翅蝗科 Oedipodidae	鼓翅皱膝蝗 <i>Angaracris barabensis</i>		EF395798
	红翅皱膝蝗 <i>A. rhodopa</i>		EF395796
	花胫绿纹蝗 <i>Aiolopus tamulus</i>		EF395804
	黑翅痲蝗 <i>Bryodema nigroptera</i>		EF395802
	白边痲蝗 <i>B. luctuosum luctuosum</i>		EF395800
	青海痲蝗 <i>B. miramae miramae</i>		EF395799
	大胫刺蝗 <i>Compsorhipis davidiana</i>		EF395797
	黄胫异痲蝗 <i>Bryodemella holdereri holdereri</i>		EF395801
	云斑车蝗 <i>Gastrimargus marmoratus</i>		EU513373
	亚洲飞蝗 <i>Locusta migratoria migratoria</i>		EU287446
	黑条小车蝗 <i>Oedaleus decorus decorus</i>		EF395792
	红胫小车蝗 <i>O. manjius</i>		EF395791
	黄胫小车蝗 <i>O. infernalis</i>		EF395790
	亚洲小车蝗 <i>O. decorus asiaticus</i>		EU513374
	盐池束颈蝗 <i>Sphingonotus yenchihensis</i>		EF395795
	秦岭束颈蝗 <i>S. tsinlingensis</i>		EF395794
	疣蝗 <i>Trilophidia annulata</i>		EF395803
锥头蝗科 Pyrgomorphidae	短额负蝗 <i>Atractomorpha sinensis</i>		EU263919
槌角蝗科 Gomphocerinae	红拟棒角蝗 <i>Gomphocerippus rufus</i>		GU294759
	西伯利亚蝗 <i>Gomphocerus sibiricus tibetanus</i>		HM131804
	李氏大足蝗 <i>G. licenti</i>		GQ180102
硕螽科 Bradyporidae	笨棘颈螽 <i>Deracantha onos</i>		EU137664
螽斯科 Tettigoniidae	摩门螽斯 <i>Anabrus simplex</i>		EF373911
	优雅蝟螽 <i>Gampsocleis gratiosa</i>		EU527333
驼螽科 Rhaphidophoridae	洞穴驼螽 <i>Troglophilus neglectus</i>		EU938374
草螽科 Conocephalidae	疑钩顶螽 <i>Ruspolia dubia</i>		EF583824
	蚁蟋 <i>Myrmecophilus mann</i>		EU938370
蟋蟀科 Gryllidae	北京油葫芦 <i>Teleogryllus emma</i>		EU557269
螞蛄科 Gryllotalpidae	东方螞蛄 <i>Gryllotalpa orientalis</i>		AY660929
	雨生螞蛄 <i>G. pluvialis</i>		EU938371
等翅目 Isoptera	光亮散白蚁 <i>Reticulitermes hageni</i>		EF206320
蜚蠊目 Blattaria	德国小蠊 <i>Blattella germanica</i>		EU854321

**1.2 总 DNA 提取** 总 DNA 的提取采用常规酚-氯仿-异戊醇提取法, 最后将干燥后的总 DNA 加入灭菌三蒸水溶解, 均分 3 管  $-20^{\circ}\text{C}$  保存, 备用。

**1.3 PCR 引物设计与扩增** 参照 Simon 等<sup>[12-13]</sup> 发表的线粒体通用引物序列, 在 GenBank 中下载六足总纲中相关物种的 *ND2* 基因序列并用 Clustal X 1.83 比对, 根据引物设计的基本原则, 利用引物设计软件 Oligo 6.71 和 Primer Premier

5.0 设计及评估 PCR 引物。上游引物为 ND2-J-163; 5'-AATYAAGCTAWTRGGTTCAT-3', 下游引物为 ND2-N-1385; 5'- ATAGCGWTARAYTGTAAT-3', 引物序列中的 Y、W、R 为简并碱基, Y 代表的碱基为 C/T, W 为 A/T, R 为 A/C。扩增总体积为 25  $\mu\text{l}$ , 反应程序为:  $95^{\circ}\text{C}$  预变性 6 min;  $94^{\circ}\text{C}$  变性 45 s,  $53^{\circ}\text{C}$  退火 1 min,  $72^{\circ}\text{C}$  延伸 1 min, 循环 36 次;  $72^{\circ}\text{C}$  延伸 8 min;  $4^{\circ}\text{C}$  保温。扩增产物通过 1% 琼脂糖凝胶电泳检测。采用上述方法

测定了 19 种斑腿蝗科(表 1 的前 19 种)。其余 20 种 *ND2* 全基因序列来自本实验室已测定的线粒体全基因组数据,这些序列均已提交到 GenBank。

**1.4 PCR 产物纯化及测序** PCR 产物原液采用 0.8% 的琼脂糖凝胶电泳切胶回收后双向测序验证。

## 2 数据处理及分析

将双向测序结果用 Staden Package 软件进行拼接后,在 Clustal X 1.83 软件中进行比对,参照 NCBI 中飞蝗的相应序列,截取 *ND2* 全基因序列,将全数据组划分为密码子第一位点、第二位点和第三位点数据集,在 MEGA 4.0.2 中计算碱基组成、变异位点、保守位点、简约信息位点、遗传距离等,并对数据集的系统发育信号进行评估。

在 PAUP 4.0 b10 中以蜚蠊目德国小蠊和等翅目光亮散白蚁作为外群,用最大简约法建立非加权简约树和加权简约树,进行 1 000 次自举检验。利用 PAUP 4.0b10 和 RAxML 进行最大似然法分析,以 Modeltest 3.7 软件筛选出最优模型 TVM + I + G 建立最大似然树,自举 100 次。RAxML 7.0.4 建立的最大似然树以德国小蠊作为外群,选择执行快速支持度分析并以搜索的 GTRGAMMA 为最佳模型自举检验 1 000 次;贝叶斯法以 MrModeltest 2.2 筛选出的 GTR + I + G 为最优模型在 MrBayes 3.2 软件中完成,选用德国小蠊做外群,运行 4 个马尔科夫链,共运行 3 000 000 代,每 100 代抽样一次,共得到 30 001 棵树及其相应的似然值和模型参数。将开始的 7 000 代作为老化(burnin)数据舍弃,对剩余的树做完全合一树,最终得到贝叶斯系统发育树。运用 PAUP 4.0b10 对各种方法构建的系统树进行 SH 检验,进而比较各系统树之间的差异是否显著。

## 3 结果与分析

**3.1 DNA 组成及进化特征** 所研究物种的 *ND2* 基因序列全长为 996 ~ 1 029 bp,平均长度

为 1 020 bp,编码 328 个氨基酸。在 Clustal X 1.83 软件中比对后,利用 MEGA4.0.2 软件统计得出共有 1 079 个位点,945 个变异位点,占总数的 87.58%,838 个简约信息位点,占总数的 77.67%,转换与颠换的平均比值为 0.7,TC 转换高于 AG 转换。对空位做完全删除处理,使用 Kimura 2-parameter 模型计算各物种间的遗传距离,结果显示,瘤锥蝗科和锥头蝗科与其他蝗总科间的遗传距离明显大于其他各科间的距离。相对而言,网翅蝗科、剑角蝗科和槌角蝗科之间的遗传距离较小,网翅蝗科与槌角蝗科之间的遗传距离最小,为 14.7%,与剑角蝗科 25.8%,斑翅蝗科 28.1%,而各科内部之间的遗传距离显示槌角蝗科最小,仅为 5.2%,其余在 17% ~ 25% 之间。

**3.2 系统发育分析结果** 3 个软件 4 种方法构建的 4 棵系统发育树的拓扑结构基本一致,均可将直翅目与 2 个外群完全区分开,且蠹亚目各科已经完全分开,蠹亚目各物种的科级阶元位置与传统的分类系统相一致。但蝗亚目内部各物种的科属关系的拓扑结构在不同的建树方法中略有差别。最简约法所建系统树的内部拓扑结构与其他 3 种方法有些不同,它将直翅目分为两大分支,即蠹亚目和蝗亚目。在蠹亚目中先是蝼蛄总科和蟋蟀总科聚为一支再与螽斯总科聚为一大支(图 1)。贝叶斯法、最大似然法构建的系统树将直翅目分为四大分支,先是蝗亚目和螽斯总科聚为一支,蟋蟀总科和蝼蛄总科聚为一支,由这两支组成的姐妹群再与螽斯科中的驼螽(*Troglophilus neglectus*)聚在一起(图 2,3)。

4 种方法重建的系统树都不支持剑角蝗科是单系群,且与槌角蝗科关系较近;而网翅蝗科又与这两科的种类相互交织在一起;瘤锥蝗科与锥头蝗科始终聚在一起且置信度较高,表现出较近的亲缘关系。斑腿蝗科内部各物种被瘤锥蝗科与锥头蝗科和癩蝗科构成的一大支分成了两大部分,表明斑腿蝗科并非一个单系群,而癩蝗科与斑腿蝗科呈现出姐妹群,但置信度非常低。蠹亚目基本由两大分支构成,一支是蝼

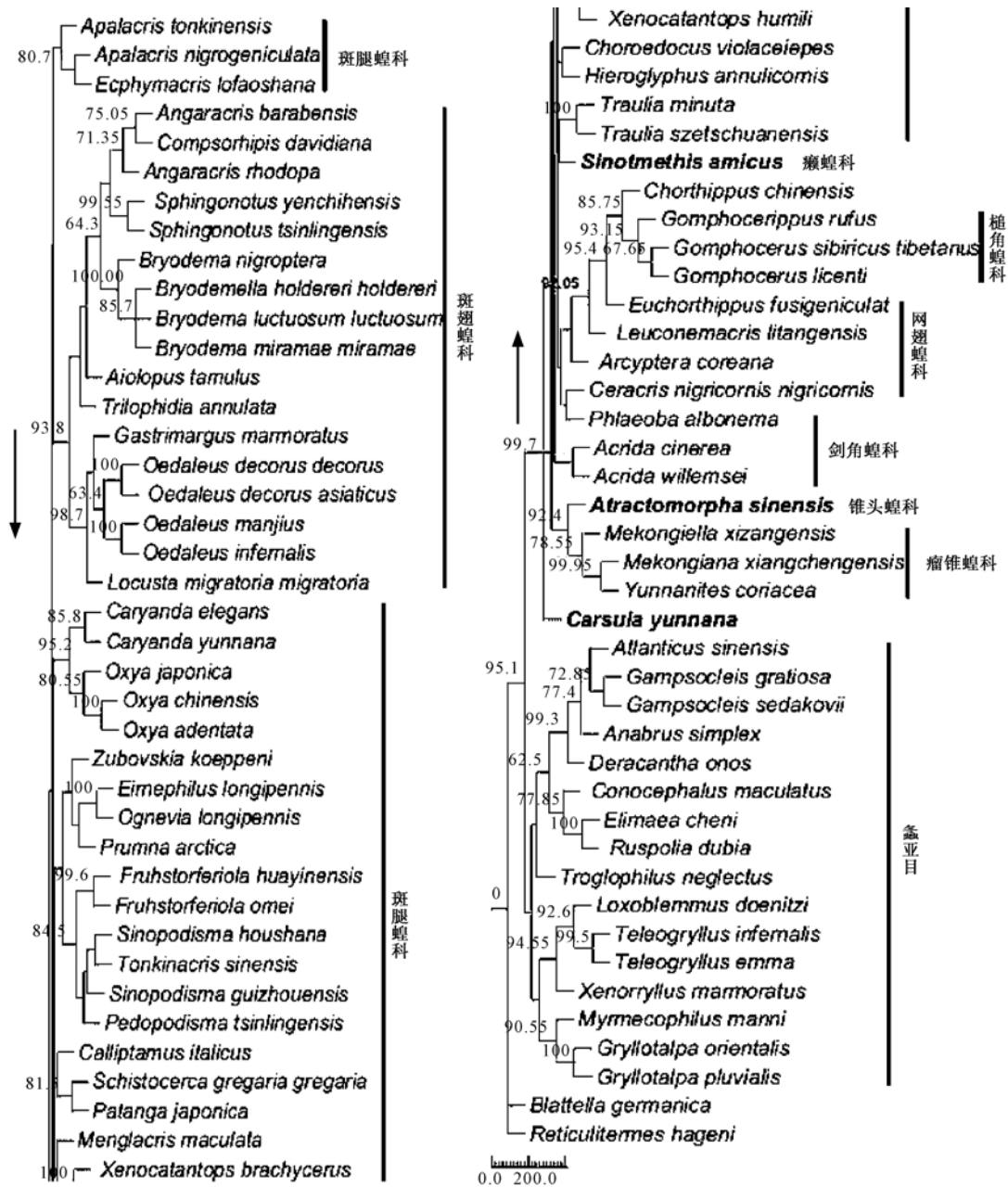


图 1 基于 MP 法重建的直翅目系统树

Fig. 1 Phylogenetic tree based on maximum parsimony inference method

图中数字为自举检验值,后同。Numbers on nodes are bootstrap, the same in the following figures.

蛄总科和蟋蟀总科聚集而成,且具有很高的置信度;另一大分支由螞蟓总科独自构成;但驼螞蟓科的分属地位存有差异,在 BI 法和 ML 法中其单独作为一个分支,但支持度较低。

本研究中的密码子第三位点转换值出现明

显的饱和现象,因此对密码子第一、二位点数据集和 ND2 全序列数据集分别构建了等权 MP 树与加权 MP 树,结果 4 棵 MP 树拓扑结构非常相似。相对而言,密码子第一、二位点数据集所构建的加权 MP 树的自举值高于其他 3 棵树的。

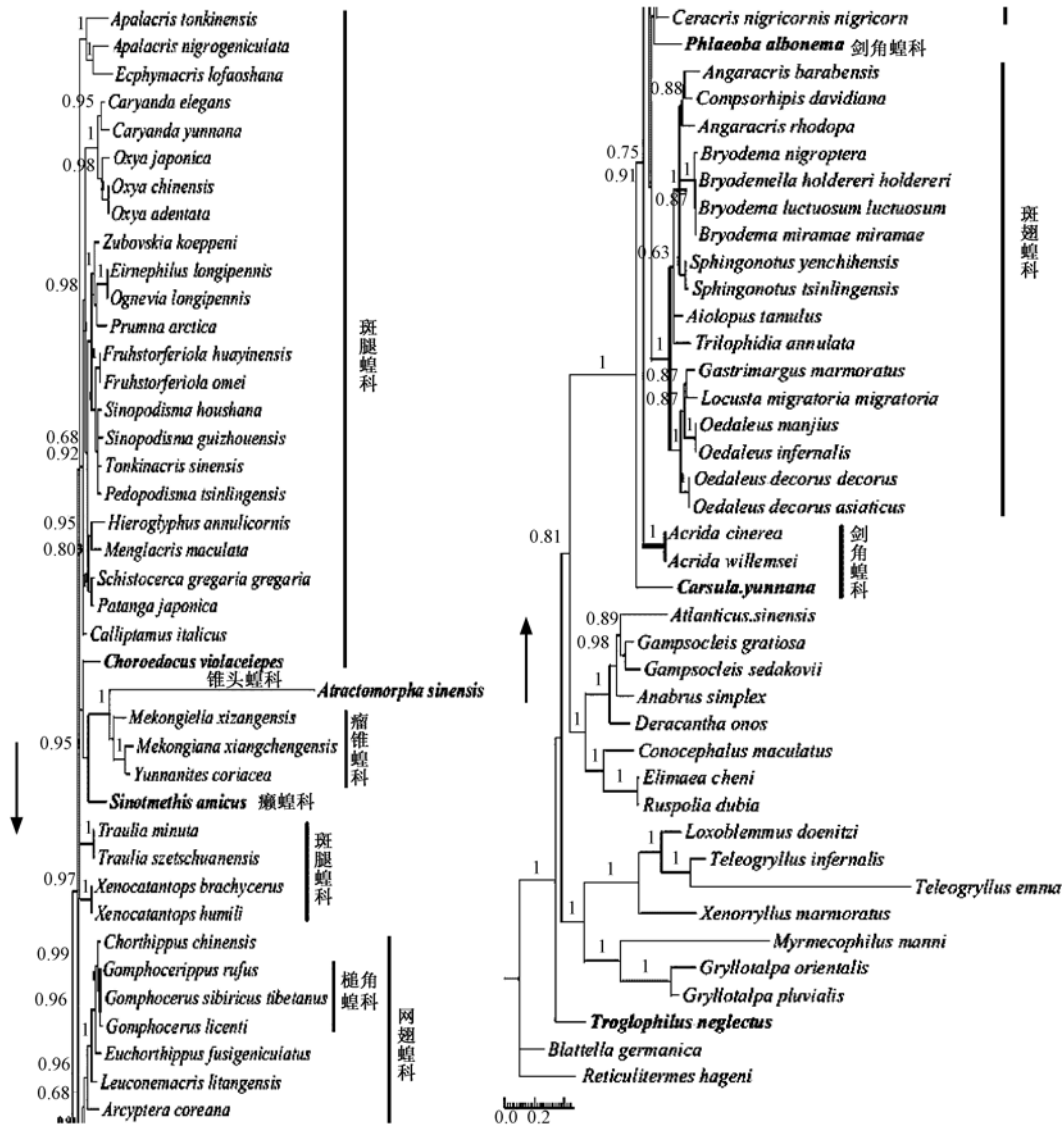


图 2 基于贝叶斯法重建的系统树

Fig. 2 Phylogenetic tree based on Bayesian inference method

4 种方法所建系统树的 SH 检验结果见表 2。似然值最小的是 RAxML 法构建的 ML 树, SH 检验显示出 PAUP\* 的 ML 法构建的 ML 树 *P* 值为 0.009, 差异显著, 而贝叶斯树、简约树和 RAxML 树的 *P* 值均大于 0.05, 说明这 3 种树的似然值没有明显差异。鉴于 RAxML 树的似然值最大, 因此我们认为它可以代表所研究的数据集支持的系统发育关系。

#### 4 讨论

长期以来, 国内外的众多研究直翅目学者

都在探讨直翅目各类群之间的系统发育关系, 而其大部分研究主要集中在蝗总科。尽管不同的学者已经采用了各种手段分别从形态、细胞及分子水平上对其系统发育关系进行了探讨, 但蝗总科内部科级阶元的分类观点存在较大争议, 没有得到一致结论。国内学者通常采用夏凯龄分类系统<sup>[14]</sup>, 即将蝗总科分为獾蝗科、瘤锥蝗科、锥头蝗科、剑角蝗科、斑腿蝗科、槌角蝗科和网翅蝗科。而争议的焦点主要集中在剑角蝗科、斑腿蝗科、斑翅蝗科、网翅蝗科和槌角蝗

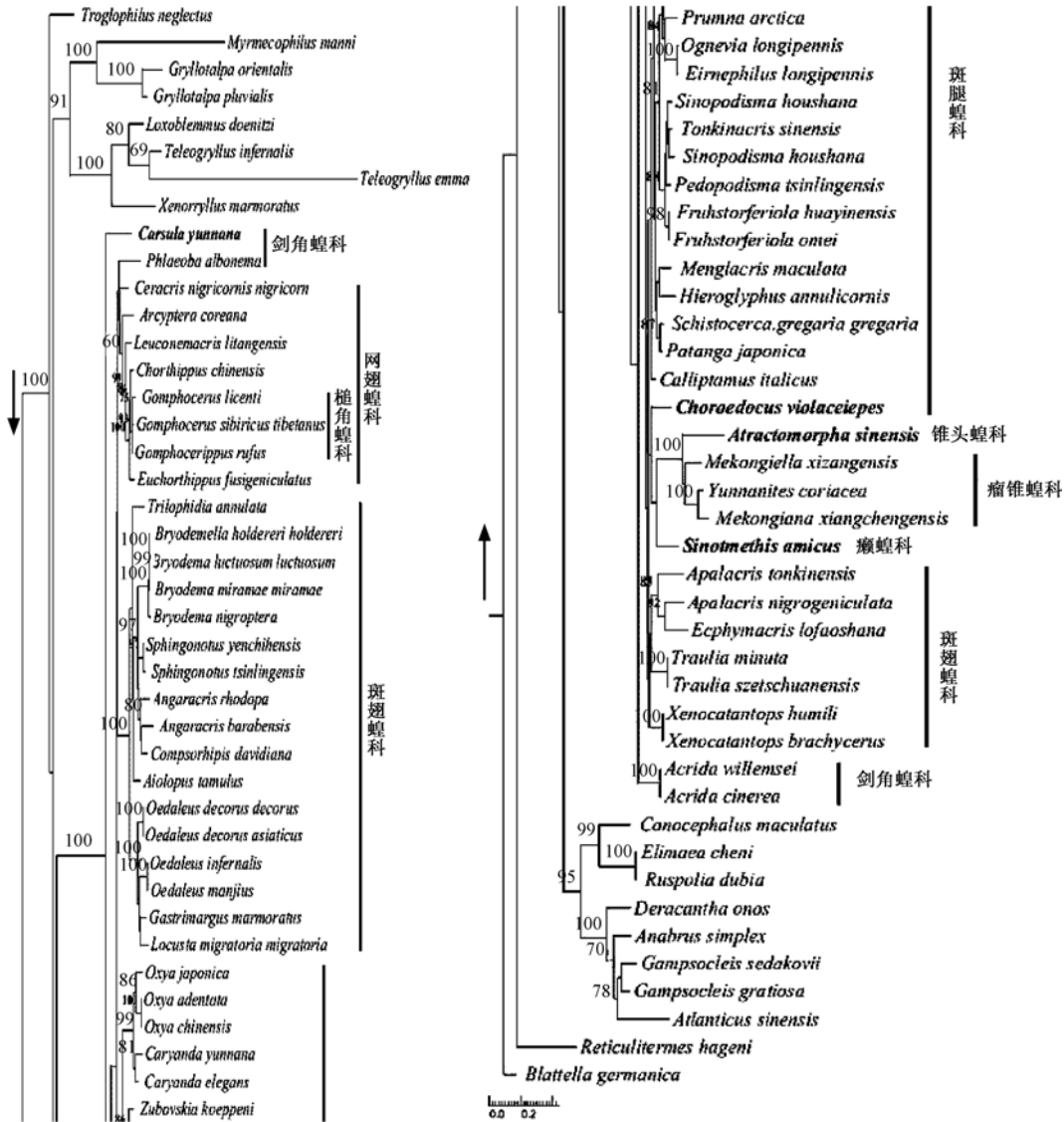


图3 RAxML 基于 ML 法重建的系统树

Fig. 3 Phylogenetic tree based on maximum likelihood method using software RAxML

表2 4 棵系统树的 SH 检验

Table 2 Shimodaira-Hasegawa test of four phylogenetic trees

树 Tree	负对数似然值 -ln L	似然值差异 Diff -ln L	Shimodaira-Hasegawa 检验 SH test-Hasegawa test
贝叶斯树 Bayesian tree (BI)	21 489.612 36	34.281 18	0.304
简约树 Maximum parsimony tree (MP)	21 504.441 03	49.109 85	0.204
似然树 Maximum likelihood tree (ML)	21 568.391 92	113.060 74	0.009
快速似然树 Fast Maximum likelihood tree (RAx ML)	21 455.331 18	最优 best	

科 的 分 类 地 位 及 其 相 互 关 系 。 本 研 究 用 不 同 的 方 法 构 建 了 直 翅 目 部 分 物 种 线 粒 体 ND2 基 因 的 MP 树、BI 树、ML 树 和 RAx ML 树,4 棵 系 统

树 均 表 明 : 直 翅 目 具 有 高 置 信 度 的 单 系 性 , 而 蝗 亚 目 和 螽 亚 目 内 部 各 科 级 的 单 系 性 在 分 析 中 却 不 能 得 到 一 致 的 支 持 , 尤 其 是 蝗 亚 目 各 科 级 阶



元间的系统发育位置有较大差异,结果支持 Otte 分类系统<sup>[15]</sup>。蝻亚目中驼蝻是最早分化出来的分支,蟋蟀和螞蛄亲缘关系较近聚为一支,蝻斯聚为第二大支,各类群的系统发育关系与 Otte 分类系统<sup>[15]</sup>一致。

4 棵系统树都不支持斑腿蝗科的单系性,如斑腿蝗科中的紫胫长夹蝗 (*Choroedocus violaceipes*) 总是与癩蝗科的友谊华癩蝗 (*Sinotmethis amicus*) 聚在一起,但置信度非常低。刘殿锋等<sup>[16]</sup>应用线粒体 16S rRNA 基因序列探讨了斑腿蝗科的单系性及其亚科分类地位,结果显示斑腿蝗科不是一个单系群。

4 棵系统树的拓扑结构均均显示:剑角蝗科不具有单系性,而是与槌角蝗科和网翅蝗科交织在一起,很符合国外学者 Kevan 的系统<sup>[17]</sup>。与霍光明<sup>[18]</sup>应用 CO I 和 *Cyt b* 基因序列研究蝗总科昆虫的系统进化结果相一致。云南卡蝗 (*Carsula yunnana*) 最早分离出来,与蝗总科的其他 8 科物种聚为一支。Sun 等<sup>[19]</sup>利用 16S rDNA 序列探讨中国剑角蝗科的单系性及其 6 属的系统发育关系,研究得出的结果也不支持剑角蝗科的单系性,其结果表明,云南卡蝗与斑腿蝗科的 2 个物种(日本稻蝗和赤胫伪稻蝗 *Pseudoxya diminuta*) 聚在了一起,而非与剑角蝗科的其他物种聚在一起;同时刘殿峰等<sup>[20]</sup>基于 18S rDNA 序列构建的蝗总科系统发育关系,也建议将剑角蝗科与网翅蝗科以及斑腿蝗科、斑翅蝗科、槌角蝗科合并为一个科,称为蝗科。这些都说明,卡蝗属和剑角蝗科的物种之间的关系较远,因此夏凯龄系统<sup>[14]</sup>的剑角蝗科并非单系群。

瘤锥蝗科与锥头蝗科亲缘关系较近,二者为姊妹群。Sun 等<sup>[19]</sup>基于线粒体序列的蝗总科及剑角蝗科的分子系统学研究也得到同样的结果。刘举鹏<sup>[21]</sup>对蝗卵的研究结果支持将二者合并于锥头蝗科中。许升全等<sup>[22]</sup>选择了 22 个性状对瘤锥蝗科与锥头蝗科 10 属蝗虫的系统发育关系进行支序系统学分析,结果表明这 10 个属的关系相互交织在一起,不能区分为 2 个科,所以建议将二者合并为一个科。这些研

究结果都认为瘤锥蝗科与锥头蝗科为姊妹群,与 Bey-Bienko 的分类系统相一致<sup>[22]</sup>。印红等<sup>[23]</sup>利用 18S rDNA 序列对蝗总科进行的分子系统学研究,也支持锥头蝗科和瘤锥蝗科亲缘关系较近,为蝗总科中最原始的类群,网翅蝗科和槌角蝗科有较近的亲缘关系,斑翅蝗科为最进化的类群。

本研究所得结论只是基于单个 *ND2* 基因,信息量较少。今后的研究应该增加各科样本的种类和数量,使分类单元更具有代表性,并联合多个基因数据,使获得的系统发生结果更加稳健可靠。

## 参 考 文 献

- [ 1 ] 郑哲民. 蝗虫分类学. 西安: 陕西师范大学出版社, 1993: 1 - 442.
- [ 2 ] 许升全, 郑哲民. 蝗总科昆虫雌性下生殖板及系统发育关系研究(直翅目). 昆虫分类学报, 1999, 21(2): 79 - 83.
- [ 3 ] 郑哲民, 夏凯龄. 中国动物志: 昆虫纲 第十卷 直翅目 蝗总科 斑翅蝗科及网翅蝗科. 北京: 科学出版社, 1998: 1 - 616.
- [ 4 ] 印红, 张道川, 毕智丽, 等. 蝗总科部分种类 16S rDNA 的分子系统发育关系. 遗传学报, 2003, 30(8): 766 - 772.
- [ 5 ] Flook P K, Rowell C H F. The phylogeny of the Caelifera (Insecta, Orthoptera) as deduced from mitochondrial rRNA gene sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution, 1997, 8(1): 89 - 103.
- [ 6 ] 芦荣胜. 中国斑腿蝗科部分种类分子系统学研究. 西安: 陕西师范大学博士学位论文, 2005.
- [ 7 ] 张建珍, 马恩波, 郭亚平, 等. 网翅蝗科四种蝗虫的 RAPD 多态性研究. 动物分类学报, 2004, 29(2): 212 - 217.
- [ 8 ] Chapco W, Litzberger G, Kuperus W R. A molecular biogeographic analysis of the relationship between North American melanoploid grasshoppers and their Eurasian and South American relatives. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2001, 18(3): 460 - 466.
- [ 9 ] Amédégnato C, Chapco W, Litzberger G. Out of South America? Additional evidence for a southern origin of melanopline grasshoppers. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2003, 29(1): 115 - 119.
- [ 10 ] Nigro L, Solignac M, Sharp P M. Mitochondrial DNA sequence divergence in the *Melanogaster* and oriental

- species subgroups of *Drosophila*. *Journal of Molecular Evolution*, 1991, 33(2): 156–162.
- [11] 丁方美, 黄原. 基于线粒体 ND2 基因的中国斑翅蝗科部分种类分子系统学研究(直翅目: 蝗总科). *昆虫学报*, 2008, 51(1): 55–60.
- [12] Simon C, Storrs C T, Frati F, et al. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of Entomological Society of America*, 1994, 87(6): 651–701.
- [13] Simon C, Buckley T R, Frati F, et al. Incorporating molecular evolution into phylogenetic analysis, and a new compilation of conserved polymerase chain reaction primers for animal mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2006, 37(1): 545–579.
- [14] 夏凯龄. 中国蝗科分类概要. 北京: 科学出版社, 1958.
- [15] Otte D. *Orthoptera Species File*. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1997.
- [16] 刘殿锋, 蒋国芳, 时号, 等. 应用 16S rDNA 序列探讨斑腿蝗科的单系性及其亚科的分类地位. *昆虫学报*, 2005, 48(5): 759–769.
- [17] Kevan D K M. *Orthoptera // Parker S P. Synopsis and Classification of Living Organisms*. New York: McGraw-Hill, 1982: 352–379.
- [18] 霍光明. 应用 COI 和 Cyt b 基因序列研究蝗总科昆虫的系统进化. 南京: 南京师范大学硕士学位论文, 2006.
- [19] Sun Z L, Jiang G F, Huo G M, et al. A phylogenetic analysis of six genera of Acrididae and monophyly of Acrididae in China using 16S rDNA sequences (Orthoptera, Acridoidea). *Acta Zoologica Sinica*, 2006, 52(2): 302–308.
- [20] 刘殿锋, 蒋国芳. 基于 18S rDNA 的蝗总科分子系统发育关系研究及分类系统探讨. *昆虫学报*, 2005, 48(2): 232–241.
- [21] 刘举鹏. 蝗卵形态结构与蝗虫系统发育关系的初步研究. *系统进化动物学论文集*, 1991, 1: 89–94.
- [22] 许升全, 李后魂, 郑哲民. 中国瘤锥蝗科和锥头蝗科的支序系统学研究. *动物分类学报*, 2003, 28(3): 381–384.
- [23] 印红, 李新江, 王文强, 等. 基于核内核糖体小亚基序列的蝗总科系统发育关系分析. *昆虫学报*, 2004, 47(6): 809–814.

## 欢迎订阅《动物学杂志》

《动物学杂志》是中国科学院动物研究所、中国动物学会主办的科技期刊, 亦是中國自然科学核心期刊。主要报道动物学领域的最新研究成果, 介绍有创见的新思想、新学说、新技术、新方法。报道范围既有宏观生态研究, 又有微观实验技术。报道层次既有科学前沿性、资料性的, 也有技术性、知识性的。稿件内容涉及范围广, 实用性强, 主要栏目有: 研究报告、珍稀濒危动物、技术与方法、研究简报和快讯、科技动态等等。读者对象为动物科学领域的研究、教学、技术、管理人员及广大业余爱好者。

《动物学杂志》双月刊, 16 开, 112 页, 2012 年每册定价 60 元, 全年 360 元, 国内外公开发行。国内邮发代号: 2-422; 国外发行代号 (Code No.): BM58。全国各地邮局均可订阅。如未能在当地邮局订到, 可与编辑部直接联系。本刊对在校学生及个人订户 7 折优惠 (直接与编辑部联系订阅)。

地址: 北京市朝阳区北辰西路 1 号院 5 号 中国科学院动物研究所内《动物学杂志》编辑部

邮编: 100101; 电话: (010) 64807162。

E-mail: journal@ioz.ac.cn。网址: dwxzz.ioz.ac.cn。

欢迎投稿、欢迎订阅、欢迎刊登广告。