

山西省六个负蝗种群的遗传多样性

卢芙萍^{1,3}, 李翠兰¹, 段毅豪², 郭亚平¹, 马恩波^{1*}

(1. 山西大学生命科学与技术学院, 太原 030006; 2. 山西大学环境与资源学院, 太原 030006;
3. 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所, 儋州 571737)

摘要:用等位酶电泳分析方法对短额负蝗(*Atractomorpha sinensis*)和奇异负蝗(*Atractomorpha peregrina*)各 3 个自然种群 10 种酶(AAT, CK, G3PD, HEX, IDH, LDH, MDH, ME, PGI, PGM)进行检测。结果显示:两种负蝗在某些基因座上共享常见的等位基因,如 *Aat-1-b*、*Aat-2-b*、*G3pd-a*、*Ck-1-b* 和 *Ldh-b*;除个别基因座在部分种群符合 Hardy-Weinberg 平衡外,两种负蝗的大多数基因座的基因型频率显著偏离 Hardy-Weinberg 平衡。此外,奇异负蝗 *Me-c*(0.318~0.740)、短额负蝗 *Hex-1-a*(0.800~1.000)及 *Ldh-b*(0.487~0.750)等位基因频率呈现出由北向南递增的趋势,表明 *Me* 和 *Hex*、*Ldh* 基因座上的等位基因频率与地理分布存在一定的相关关系。短额负蝗平均每个基因座的等位基因数(*A*)为 1.9~2.3、多态基因座百分率(*P*)为 56.3%~68.8%、平均观察杂合度(*H_o*)为 0.072~0.096;而奇异负蝗的相应值依次为 *A*=1.7~2.2, *P*=43.8~56.3%, *H_o*=0.070~0.107。从 *A*、*P* 和 *H_o* 3 个参数可知,短额负蝗遗传多样性明显高于奇异负蝗。6 个负蝗种群的平均观察杂合度均明显低于 Hardy-Weinberg 平衡预期值,表明 6 个负蝗种群均出现了杂合体缺乏现象。短额负蝗 3 种群 *I* 值为 0.971~0.996,奇异负蝗 3 种群 *I* 值为 0.982~0.995,短额负蝗与奇异负蝗 *I* 值为 0.379~0.451,表明种内遗传相似度明显高于种间,从种间 *I* 值可知奇异负蝗和短额负蝗属于近缘种。根据 Roger's 遗传距离进行的聚类分析表明,两种负蝗可分为两支,且两种负蝗的遗传距离与地理距离均存在明显的相关趋势。两种负蝗的平均 *F_{ST}* 值都不显著偏离 0 值(奇异负蝗 *F_{ST}*=0.087, *p*>0.05,短额负蝗 *F_{ST}*=0.045, *p*>0.05),表明该两种负蝗种群间的分化不明显。

关键词:奇异负蝗;短额负蝗;种群;遗传多样性;等位酶

文章编号:1000-0933(2005)10-2574-08 中图分类号:Q143,Q16,Q965,Q968 文献标识码:A

Genetic diversity of six populations of *Atractomorpha sinensis* and *Atractomorpha peregrina* in Shanxi Province, China

LU Fu-Ping^{1,3}, LI Cui-Lan¹, DUAN Yi-Hao², GUO Ya-Ping¹, MA En-Bo^{1*} (1. College of Life Science and Technology, Shanxi University, Taiyuan 030006, China; 2. College of Environmental Science and Resources, Shanxi University, Taiyuan 030006, China; Environment and plant protection institute, CATAS, Danzhou 571737, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(10): 2574~2581.

Abstract: Ten enzymes (AAT, CK, G3PDH, HEX, IDH, LDH, MDH, ME, PGI, PGM) were examined using horizontal starch gel electrophoresis to estimate the genetic variations in six field populations of two grasshopper species *Atractomorpha sinensis* and *A. peregrina* from Shanxi Province, China. The collecting sites were Quwo county, Linfen; Xiangyuan county, Changzhi; Jinyuan district, Taiyuan; Yuanping county, Xinzhou and Fanshi county, Xinzhou. *A. sinensis* had 43 alleles at 16 loci but *A. peregrine* had 39 alleles at 15 loci (*Idh-1* was deficient). The zymograms showed that some common alleles were shared at several loci in the two species (*Aat-1-b*, *Aat-2-b*, *G3pdh-a*, *Ck-1-b* and *Ldh-b*). However, *Hex-1-a*, *Hex-2-a*, *Hex-3-a*, *Idh-2-b*, *Mdh-2-b*, *Mdh-1-f*, *Pgi-b*, *Pgm-b* were found the common alleles in *A. sinensis*, and *Hex-1-b*, *Hex-2-b*, *Hex-3-b*, *Idh-2-a*, *Mdh-2-a*, *Mdh-1-d*, *Pgi-a*, *Pgm-c* were of high frequency in *A. peregrine* instead. Most of the observed

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30170612)

收稿日期:2004-07-11;修订日期:2005-03-20

作者简介:卢芙萍(1978~),女,甘肃人,硕士,主要从事种群遗传学研究。E-mail: fuping-36@163.com

* 通信作者 Author for correspondence. E-mail: maenbo2003@sxu.edu.cn.

Foundation item: the National Natural Science Foundation of China (No. 30170612)

Received date: 2004-07-11; Accepted date: 2005-03-20

Biography: LU Fu-Ping, Master, mainly engaged in population genetics. E-mail: fuping-36@163.com

genotype frequencies significantly deviated from the Hardy-Weinberg expectations in both species. A tendency of clinal distribution of allele frequency was observed at three loci. The frequency of the moderately migrating allele *Me-c* (0.318~0.740) in *A. peregrina*, *Hex-1-a* (0.800~1.000) and *Ldh-b* (0.487~0.750) in *A. sinensis* demonstrated increased frequency from north to south. Such tendency suggests that the allele frequency in these three loci may be correlated with the species' geographic distributions. *A. sinensis* showed higher genetic diversity than *A. peregrina* as indicated by the higher mean number of alleles per locus ($A=1.9\sim2.3$ in *A. sinensis* and $1.7\sim2.2$ in *A. peregrina*), percentage of polymorphic loci ($P=56.3\%\sim68.8\%$ in *A. sinensis* and $43.8\%\sim56.3\%$ in *A. peregrina*), and the observed heterozygosities ($H_o=0.072\sim0.096$ in *A. sinensis* and $0.070\sim0.107$ in *A. peregrina*). The observed heterozygosities of the six populations were all noticeably lower than the Hardy-Weinberg expectations, mostly due to heterozygote deficiency for the populations of both species. The overall mean F_{ST} were small ($F_{ST}=0.045$, $p>0.05$ in *A. sinensis* populations and 0.087 , $p>0.05$ in *A. peregrina* populations). Nei's genetic identity (I) estimates indicate low intraspecific (>0.95) but higher interspecific ($0.377\sim0.447$) genetic diversity. The cluster analysis based on modified Roger's genetic distance (D) showed that the two species were divided into two branches.

Both species were of limited dispersal capacity and a moderate geographical barrier might significantly restrict the gene exchange among populations, which tends to accumulate local genetic differentiations. The *A. sinensis* populations used in this study were apart from 155.2 to 271.4km and the *A. peregrina* populations were apart from 78.8 to 174.9km with the observable physical barriers. The allozyme data showed only minimal genetic differentiation at population level, most likely as a result of gene exchange. It is reasoned that natural factors and human agricultural activities might have facilitated migration and dispersal for the two species.

Key words: *Atractomorpha sinensis*; *Atractomorpha peregrina*; population; genetic diversity; allozyme

短额负蝗(*Atractomorpha sinensis* I. Bol.)和奇异负蝗(*Atractomorpha peregrina* Bi et Xia)是负蝗属的常见物种。这两种负蝗形态比较相似,主要取食双子叶植物,危害多种粮食作物、经济作物和蔬菜,属农业害虫^[1]。短额负蝗属于古北界种类,在全国各地均有分布,在不少地区为优势种蝗虫;而奇异负蝗为东洋界种类,在我国分布范围较为局限^[2]。目前有关负蝗的研究报道主要集中在形态分类^[2,3]、生态分布^[4~6]、细胞分类^[7]、酯酶同工酶^[8]以及营养价值分析^[9]等方面,但有关负蝗种群遗传结构的研究尚未见报道。

等位酶是同工酶的一种特殊表现形式,由于等位酶谱带与等位基因之间存在明确关系,且符合孟德尔遗传规律,使其成为一种十分有效的遗传标记,广泛用于种群遗传多样性和物种进化研究^[10]。本文用等位酶分析方法对山西省两种负蝗6个种群10种酶进行了检测,以探讨它们的种内遗传多样性及种内及种间遗传分化程度,从而为负蝗属系统进化研究以及防治工作提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 样本采集

短额负蝗3种群和奇异负蝗3种群的采集地和样本个体数见表1,所有负蝗均采自农田边缘的杂草地。将采集的样本活体带回实验室,经形态学鉴定后分别保存于-80℃冰箱中备用。

表1 6个负蝗种群采集地和样本个体数

Table 1 The collecting site and individual number of sampling of six populations of <i>A. sinensis</i> and <i>A. peregrina</i>			
种群 Population	采集地 Collecting site	地理位置 Coordinates	样本个体数 Individual number of sampling
奇异负蝗-繁峙种群 <i>A. peregrina</i> -FS	忻州地区繁峙县 Fanshi county, Xinzhou	E113°16', N39°16'	73
奇异负蝗-原平种群 <i>A. peregrina</i> -YP	忻州地区原平县 Yuanping county, Xinzhou	E112°44', N38°46'	53
奇异负蝗-晋源种群 <i>A. peregrina</i> -JY	太原市晋源区 Jinyuan district, Taiyuan	E112°36', N37°46'	36
短额负蝗-晋源种群 (<i>A. sinensis</i> -JY)	太原市晋源区 Jinyuan district, Taiyuan	E112°36', N37°46'	47
短额负蝗-襄垣种群 <i>A. sinensis</i> -XY	长治地区襄垣县 Xiangyuan county, Changzhi	E113°00', N36°35'	50
短额负蝗-曲沃种群 <i>A. sinensis</i> -QW	临汾市曲沃镇 Quwo district, Linfen	E111°28', N35°41'	40

1.2 等位酶电泳

采用水平切片淀粉凝胶电泳技术对两种负蝗6个种群的遗传结构进行分析,凝胶浓度为12.5%(Sigma公司S-5651),两种电泳缓冲液为磷酸缓冲液系统(0.05mol/L,pH7.8)和Tris-柠檬酸缓冲液系统(0.1mol/L,pH8.0),电泳缓冲液与制胶缓冲液

的浓度比例为 9 : 1。

每个负蝗个体取股节肌肉后,加 35 μ l 缓冲液研磨均匀后,放入 4 个 3mm $\times$ 9mm 的滤纸芯子作为上样样品,4 个纸芯分别在 4 块凝胶上在 4℃冰柜中恒压电泳 4 或 5h,其中将 2 块凝胶水平切成 3 片,另 2 块水平切成 2 片,分别对 10 个酶进行特异性染色^[11]。所选酶及电泳条件见表 2。为使种群间有较好的可比性,在同一块凝胶上不同种群负蝗各取 4 个个体置于同一凝胶上电泳。染色深度满意时,立即用凝胶成像系统拍照记录。酶谱判读时,泳动快的基因座记为 1,以后依次记为 2,3 等,同样,在同一基因座上泳动最快的等位基因记为 a,以后依次记为 b、c、 $\cdots$ 。

表 2 等位酶分析中检测的酶种类和电泳条件
Table 2 Enzyme systems and electrophoretic conditions used in allozyme analysis

酶缩写 Enzyme abbreviation	酶 Enzyme	酶代号 E. C. No.	电泳缓冲系统 Running buffer	电压(V/cm) Voltage	电泳时间(h) Duration
AAT	天冬氨酸转氨酶 Aspartate aminotransferase	2. 6. 1. 1	TCA(8. 0)	17	5
CK	肌酸激酶 Creatine kinase	2. 7. 3. 2	Pi(7. 8)	10	4
G3PDH	3-磷酸甘油脱氢酶 Glycerol-3-phosphate dehydrogenase	1. 1. 1. 8	Pi(7. 8)	10	4
HEX	己糖激酶 Hexokinase	2. 7. 1. 1	TCA(8. 0)	17	5
IDH	异柠檬酸脱氢酶 Isocitrate dehydrogenase	1. 1. 1. 42	TCA(8. 0)	17	5
LDH	乳酸脱氢酶 Lactate dehydrogenase	1. 1. 1. 27	Pi(7. 8)	10	4
MDH	苹果酸脱氢酶 Malate dehydrogenase	1. 1. 1. 37	Pi (7. 8)	10	4
ME	苹果酸酶 Malic enzyme	1. 1. 1. 40	Pi(7. 8)	10	4
PGI	6-磷酸葡萄糖异构酶 Glucose-6-phosphate isomerase	5. 3. 1. 9	Pi(7. 8)	10	4
PGM	磷酸葡萄糖变位酶 Phosphoglucomutase	5. 4. 2. 2	Pi(7. 8)	10	4

Pi (7. 8): 0. 05mol/L 磷酸缓冲液, pH7. 8;TCA (8. 0): 0. 1mol/L Tris-柠檬酸缓冲液, pH 8. 0;Pi (7. 8): 0. 05mol/L phosphate buffer, pH7. 8; TCA (8. 0): 0. 1mol/L Tris-Citric-Acid, pH 8. 0

1. 3 数据处理

用 BIOSYS- II^[12] 软件计算各基因座上的等位基因频率、Hardy-Weinberg 平衡的符合度、平均每个基因座的等位基因数(A)、多态基因座百分率(P)、平均观察杂合度(H_o)和平均预期杂合度(H_e)、Nei's 遗传一致度(I)和 Roger's 遗传距离(D),用非加权算术平均法(UPGMA)根据 Roger's 遗传距离对两种负蝗 6 个种群进行聚类分析。用 FSTAT 软件^[13,14]计算 F_{ST} 以估计种群之间的遗传分化。

2 结果

用等位酶电泳分析方法对两种负蝗 6 个自然种群 10 种酶(AAT、CK、G3PDH、HEX、IDH、LDH、MDH、ME、PGI、PGM)进行检测。结果表明,除 *Aat-2* 和 *Mdh-2* 两个基因座从正极向负极迁移外,其他酶均由负极向正极移动。在本实验条件下 PGI 和 PGM 显色较快,且酶谱清晰,分辨率较高;G3PDH、MDH、ME 和 IDH 显色较慢,酶谱清晰度和分辨率低于 PGI 和 PGM;LDH、AAT、CK 和 HEX 3 种酶显色最慢,酶谱不够清晰,但可判读。在本实验条件下,AAT、CK 和 MDH 在两种负蝗均存在两个基因座,HEX 存在 3 个基因座,IDH 在短额负蝗有两个基因座,奇异负蝗只有 *Idh-2*。

2. 1 等位基因频率

短额负蝗共检测到 16 个基因座 43 个等位基因,而奇异负蝗共检测到 15 个基因座(缺少 *Idh-1*)39 个等位基因(表 3)。两种负蝗有些基因座共享常见的等位基因,如 *Aat-1-b*、*Aat-2-b*、*G3pdh-a*、*Ck-1-b* 和 *Ldh-b*,但也有一些基因座例外,如短额负蝗 *Hex-1-a*、*Hex-2-a*、*Hex-3-a*、*Idh-2-b*、*Mdh-2-b*、*Mdh-1-f*、*Pgi-b*、*Pgm-b* 为常见等位基因,而奇异负蝗相对应的常见等位基因为 *Hex-1-b*、*Hex-2-b*、*Hex-3-b*、*Idh-2-a*、*Mdh-2-a*、*Mdh-1-d*、*Pgi-a*、*Pgm-c*。另外,奇异负蝗 *Me-c*(0. 318~0. 740)和短额负蝗 *Hex-1-a*(0. 800~1. 000)和 *Ldh-b*(0. 487~0. 750)的等位基因频率表现出由北向南递增的梯度变异。

Aat-1、*Ck-1*、*Ck-2*、*Ldh*、*Me* 和 *Pgi* 在两种负蝗均为多态基因座(95%标准)。*Aat-2* 在短额负蝗为多态基因座,奇异负蝗仅繁峙种群具有多态性,其余两个种群为单态;而 *G3pdh*、*Pgm* 在短额负蝗为多态基因座,分别有 3 个和 4 个等位基因,奇异负蝗为单态;*Hex-1* 在奇异负蝗晋源种群和短额负蝗襄垣种群为单态,其余种群具有多态性;*Mdh-1* 在奇异负蝗有 5 个等位基因,而短额负蝗为单态;*Hex-2* 和 *Hex-3* 除奇异负蝗晋源种群属多态基因座位外,其他 5 个种群均为单态;*Idh-2* 和 *Mdh-2* 基因座在两种负蝗 6 个种群中均为单态。

2. 2 哈代-温伯格(Hardy-Weinberg)平衡及遗传多样性

在奇异负蝗中,除 *Aat-1*、*Aat-2*、*Ck-1*、*Pgi* 和 *Pgm* 的基因型频率在部分种群符合 Hardy-Weinberg 平衡外,其余大多数基因座的基因型频率显著偏离 Hardy-Weinberg 平衡预期值(表 3)。而短额负蝗除 *Aat-2*、*G3pdh*、*Idh-1*、*Mdh-2* 和 *Pgi* 的基因型

频率在部分种群符合 Hardy-Weinberg 平衡外,其余大多数基因座的基因型频率也显著偏离 Hardy-Weinberg 平衡预期值(表 3)。

表 3 6 个负蝗种群多态基因座的等位基因频率及其基因型频率对 Hardy-Weinberg 平衡的预期值的卡方检验

Table 3 Allele frequencies and chi-square test for Hardy-weinberg expectation of genotype frequencies in six populations of *A. sinensis* and *A. peregrina*

基因座 Locus	奇异负蝗- 繁峙种群 <i>A. peregrina</i> -FS	奇异负蝗- 原平种群 <i>A. peregrina</i> -YP	奇异负蝗- 晋源种群 <i>A. peregrina</i> -JY	短额负蝗- 晋源种群 <i>A. sinensis</i> -JY	短额负蝗- 襄垣种群 <i>A. sinensis</i> -XY	短额负蝗- 曲沃种群 <i>A. sinensis</i> -QW
<i>Aat</i> -1(<i>n</i>)	48	53	33	28	30	30
<i>a</i>	0.115	0.057	0.000	0.000	0.217	0.100
<i>b</i>	0.854	0.849	0.818	0.750	0.600	0.600
<i>c</i>	0.031	0.094	0.182	0.250	0.183	0.300
χ^2	31.384**	16.644**	0.392	11.667**	40.987**	20.402**
<i>Aat</i> -2(<i>n</i>)	48	52	33	28	30	30
<i>a</i>	0.135	0.019	0.000	0.018	0.050	0.067
<i>b</i>	0.865	0.981	1.000	0.946	0.950	0.933
<i>c</i>	0.000	0.000	0.000	0.036	0.000	0.000
χ^2	16.149**	0.000	—	55.019**	0.055	0.037
<i>Ck</i> -1(<i>n</i>)	73	47	36	46	50	40
<i>a</i>	0.055	0.011	0.000	0.087	0.080	0.100
<i>b</i>	0.945	0.989	1.000	0.913	0.860	0.900
<i>c</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.060	0.000
χ^2	82.886**	0.000	—	52.048**	89.577**	26.057**
<i>Ck</i> -2(<i>n</i>)	70	52	36	42	30	40
<i>a</i>	0.114	0.212	0.111	0.048	0.100	0.000
<i>b</i>	0.771	0.692	0.889	0.381	0.433	0.500
<i>c</i>	0.114	0.096	0.000	0.571	0.467	0.500
χ^2	79.008**	44.738**	17.067**	63.258**	66.673**	9.143**
<i>G3pdh</i> (<i>n</i>)	73	47	36	46	50	40
<i>a</i>	1.000	1.000	1.000	0.935	0.930	0.925
<i>b</i>	0.000	0.000	0.000	0.065	0.070	0.075
χ^2	—	—	—	0.185	0.241	0.086
<i>Hex</i> -1(<i>n</i>)	45	33	36	40	40	39
<i>a</i>	0.000	0.000	0.000	0.800	0.900	1.000
<i>b</i>	0.933	0.818	1.000	0.200	0.100	0.000
<i>c</i>	0.067	0.182	0.000	0.000	0.000	0.000
χ^2	29.037**	14.118**	—	12.800**	19.059**	—
<i>Hex</i> -2(<i>n</i>)	47	44	36	38	42	39
<i>a</i>	0.000	0.000	0.333	0.974	1.000	1.000
<i>b</i>	0.957	1.000	0.667	0.026	0.000	0.000
<i>c</i>	0.043	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
χ^2	14.489**	—	5.333*	75.014**	—	—
<i>Hex</i> -3(<i>n</i>)	47	44	36	38	42	39
<i>a</i>	0.000	0.000	0.333	0.974	1.000	1.000
<i>b</i>	0.957	1.000	0.667	0.026	0.000	0.000
<i>c</i>	0.043	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
χ^2	14.489**	—	5.333*	75.014**	—	—
<i>Idh</i> -1(<i>n</i>)	73	51	36	46	50	40
<i>a</i>	0.000	0.000	0.000	0.196	0.230	0.025
<i>b</i>	0.000	0.000	0.000	0.761	0.700	0.800
<i>c</i>	0.000	0.000	0.000	0.043	0.070	0.175
χ^2	—	—	—	48.411**	13.939*	1.073
<i>Idh</i> -2(<i>n</i>)	73	51	36	47	50	40
<i>a</i>	1.000	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000
<i>b</i>	0.000	0.000	0.000	1.000	1.000	1.000

续表 1

χ^2	—	—	—	—	—	—
<i>Ldh</i> (<i>n</i>)	64	37	30	38	40	36
<i>a</i>	0.125	0.284	0.150	0.368	0.138	0.083
<i>b</i>	0.680	0.541	0.850	0.487	0.538	0.750
<i>c</i>	0.195	0.176	0.000	0.145	0.325	0.167
χ^2	15.943**	15.731**	5.647*	36.490**	30.361**	15.510**
<i>Mdh-1</i> (<i>n</i>)	73	47	36	46	50	38
<i>a</i>	0.000	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>b</i>	0.014	0.011	0.125	0.000	0.000	0.000
<i>c</i>	0.014	0.043	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>d</i>	0.753	0.809	0.792	0.000	0.000	0.000
<i>e</i>	0.219	0.128	0.083	0.000	0.000	0.000
<i>f</i>	0.000	0.000	0.000	1.000	1.000	1.000
χ^2	220.004**	58.597**	23.240**	—	—	—
<i>Mdh-2</i> (<i>n</i>)	73	47	36	46	50	38
<i>a</i>	1.000	1.000	1.000	0.000	0.010	0.000
<i>b</i>	0.000	0.000	0.000	1.000	0.990	1.000
χ^2	—	—	—	—	0.000	—
<i>Me</i> (<i>n</i>)	73	44	33	46	50	40
<i>a</i>	0.027	0.102	0.000	0.000	0.010	0.000
<i>b</i>	0.130	0.125	0.409	0.022	0.010	0.000
<i>c</i>	0.740	0.705	0.318	0.685	0.790	0.775
<i>d</i>	0.103	0.068	0.273	0.261	0.190	0.225
<i>e</i>	0.000	0.000	0.000	0.033	0.000	0.000
χ^2	116.493**	25.395**	18.517**	104.512**	29.877**	16.344**
<i>Pgi</i> (<i>n</i>)	72	47	36	46	50	40
<i>a</i>	0.882	0.798	0.958	0.043	0.030	0.000
<i>b</i>	0.104	0.202	0.042	0.761	0.750	0.975
<i>c</i>	0.014	0.000	0.000	0.196	0.220	0.025
χ^2	0.349	0.022	0.000	62.203**	40.760**	0.000
<i>Pgm</i> (<i>n</i>)	73	47	36	45	50	40
<i>a</i>	0.000	0.021	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>b</i>	0.000	0.000	0.000	0.700	0.740	0.350
<i>c</i>	1.000	0.979	0.958	0.078	0.130	0.075
<i>d</i>	0.000	0.000	0.042	0.222	0.130	0.525
<i>e</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.050
χ^2	—	0.011	0.000	14.160**	19.281**	57.341**

(*n*) 个体数 Individual number of sampling; * 基因型频率显著偏离 Hardy-Weinberg 平衡预期值 ($p<0.05$), 适合度检测 Significantly different from Hardy-Weinberg's expectations ($p<0.05$), χ^2 test; ** 基因型频率极显著偏离 Hardy-Weinberg 平衡预期值 ($p<0.01$), 适合度检测 Very significantly different from Hardy-Weinberg's expectations ($p<0.01$), χ^2 test

短额负蝗的平均每个基因座的等位基因数(*A*)为 1.9~2.3、多态基因座百分率(*P*)为 56.3%~68.8%、平均观察杂合度(*H_o*)为 0.072~0.096,平均预期杂合度(*H_e*)为 0.203~0.253;而奇异负蝗的相应值依次为 *A*=1.7~2.2,*P*=43.8%~56.3%,*H_o*=0.070~0.107,*H_e*=0.174~0.180。从 *A*、*P*、*H_o* 3 个参数可知,短额负蝗遗传多样性高于奇异负蝗,在 6 个种群中,短额负蝗晋源和襄垣 2 种群的遗传多样性最高,而奇异负蝗晋源种群的遗传多样性最低(表 4)。6 个负蝗种群的平均观察杂合度均低于 Hardy-Weinberg 平衡预期值(表 4),表明 6 个负蝗种群均出现了杂合体缺乏现象。

2.3 遗传距离及种群分化程度

两种负蝗 6 个种群之间 Nei's 遗传相似度(*I*)及 Roger's 遗传距离(*D*)见表 5。短额负蝗 3 种群的 *I* 值为 0.978~0.994,奇异负蝗 3 种群 *I* 值为 0.962~0.996,短额负蝗与奇异负蝗 *I* 值为 0.377~0.447,表明种内遗传相似度明显高于种间;而短额负蝗 3 种群 *D* 值为 0.088~0.142,奇异负蝗 3 种群 *D* 值为 0.073~0.184,短额负蝗与奇异负蝗 *D* 值为 0.661~0.712,表明种内遗传距离明显低于种间。根据 Roger's 遗传距离进行的聚类分析表明,两种负蝗被明显分为两支,在奇异负蝗 3 个种群中,繁峙种群与原平种群的遗传距离最小,地理距离也最近,基于 Roger's 遗传距离的聚类分析中二者也首先聚在一起,然后与相距较远的晋源种群相聚,短额负蝗相距较近的晋源种群与襄垣种群最先聚在一起,然后与相距较远的曲沃种群相聚,表明 2 种负蝗

的遗传距离与地理距离均存在明显的相关趋势(表 5 和图 1)。

表 4 两种负蝗 6 个种群在 10 种酶上所表现的遗传多样性

Table 4 Summary of genetic variability at ten enzymes in six populations of <i>A. sinensis</i> and <i>A. peregrina</i>						
样本 Samples	每个基因座的平均 样本大小 Mean sample size per locus	平均每个基因座的等 位基因数 Mean no of alleles per locus	多态基因座百分率 Percentage of loci polymorphic *	平均杂合度 Mean heterozygosity		
				实际观察值 Direct-count	哈温平衡预期值 HdyWbg-expected	
奇异负蝗-繁峙种群 <i>A. peregrina-FS</i>	64.1(3.0)	2.2(0.3)	56.3	0.070(0.026)	0.174(0.043)	
奇异负蝗-原平种群 <i>A. peregrina-YP</i>	46.4(1.3)	2.1(0.3)	43.8	0.107(0.042)	0.180(0.053)	
奇异负蝗-晋源种群 <i>A. peregrina-JY</i>	35.1(0.5)	1.7(0.2)	43.8	0.095(0.045)	0.178(0.053)	
短额负蝗-晋源种群 <i>A. sinensis-JY</i>	41.6(1.6)	2.3(0.2)	68.8	0.072(0.024)	0.253(0.053)	
短额负蝗-襄垣种群 <i>A. sinensis-XY</i>	44.0(2.0)	2.3(0.2)	68.8	0.096(0.028)	0.253(0.057)	
短额负蝗-曲沃种群 <i>A. sinensis-QW</i>	38.1(0.8)	1.9(0.2)	56.3	0.083(0.029)	0.203(0.055)	

* 若一个基因座最常见的等位基因出现频率小于或等于 0.95,则该基因座被称为多态基因座 A locus is considered polymorphic if the frequency of the most common allele does not exceed 0.95;括号内为标准误 Standard errors in parenthesis

表 5 6 个短额负蝗和奇异负蝗自然种群 Nei's 遗传相似度和 Roger's 遗传距离

Table 5 Nei's genetic identity (below diagonal) and Roger's genetic distance (above diagonal) among six populations of *A. sinensis* and *A. peregrina*

种群 Population	奇异负蝗- 繁峙种群 <i>A. peregrina-FS</i>	奇异负蝗- 原平种群 <i>A. peregrina-YP</i>	奇异负蝗- 晋源种群 <i>A. peregrina-JY</i>	短额负蝗- 晋源种群 <i>A. sinensis-JY</i>	短额负蝗- 襄垣种群 <i>A. sinensis-XY</i>	短额负蝗- 曲沃种群 <i>A. sinensis-QW</i>
奇异负蝗-繁峙种群 <i>A. peregrina-FS</i>		0.073	0.169	0.690	0.694	0.712
奇异负蝗-原平种群 <i>A. peregrina-YP</i>	0.996(78.8)		0.184	0.682	0.689	0.708
奇异负蝗-晋源种群 <i>A. peregrina-JY</i>	0.968(174.9)	0.962(98.0)		0.661	0.670	0.684
短额负蝗-晋源种群 <i>A. sinensis-JY</i>	0.399	0.410	0.447		0.088	0.142
短额负蝗-襄垣种群 <i>A. sinensis-XY</i>	0.391(296.4)	0.397(247.3)	0.432(155.2)	0.994		0.138
短额负蝗-曲沃种群 <i>A. sinensis-QW</i>	0.377(437.3)	0.384(367.1)	0.425(271.4)	0.978	0.980(191.8)	

* 下角为 Nei's 遗传一致度,上角为 Roger's 遗传距离 Below diagonal: Nei (1978) unbiased genetic identity; Above diagonal: Modified Rogers distance (Wright, 1978);括号内的值为地理距离(km)Geographic distance in parenthesis (km)

奇异负蝗和短额负蝗的 F -统计量见表 6。两种负蝗平均 $F_{IS}(F_{IS}>0.513)$ 均较高,表明大多数种群呈现杂合体缺乏现象。两种负蝗的平均 F_{ST} 值都不显著偏离 0 值(奇异负蝗 $F_{ST}=0.087, p>0.05$,短额负蝗 $F_{ST}=0.045, p>0.05$),表明两种负蝗种群间的分化不明显。

3 讨论

本文所研究的两种负蝗在形态上较为相似,等位酶分析结果却表现出一定的种间差异和不同的遗传多样性。种内遗传多样性是物种其他各水平多样性的重要来源,遗传变异,生活史特点、种群动态及其遗传结构都决定或影响着一个物种与其他物种及其环境相互作用的方式,而且,种内遗传变异程度也决定其进化的潜势^[15]。短额负蝗无论在基因座上还是等位基因上,其丰富度都比奇异负蝗高,与短额负蝗基因座数目相比,奇异负蝗无 *Idh-1* 基因座;短额负蝗的平均等位基因数目 A 和多态基因座百分率 P 普遍高于奇异负蝗,故短额负蝗的遗传多样性高于奇异负蝗的遗传多样性,这与短额负蝗分布范围比奇异负蝗广泛、能适应多种复杂的生境是一致的。在山西省,短额负蝗为广布种,奇异负蝗为东洋种,其分布范围比短额负蝗要局限的多,仅分布在代县、太原、屯留、襄汾、蒲县、闻喜几个地区^[3],低的遗传多样性可能是导致奇异负蝗比短额负蝗分布局限的一个原因。各种群的 H_o 均小于 H_e ,表明每个种群均出现了杂合体缺乏现象。这可能是由于非随机交配等因素引起的,也可能存在不利于某些杂合子的自然选择。短额负蝗的平均 F_{IS} 值(0.646)和奇异负蝗的平均 F_{IS} 值(0.513)都比较高,表明 2 种负蝗的大部分基因座的基因型频率偏离了 Hardy-Weinberg 平衡。这种偏离也见于其它一些蝗虫种类^[16~18],其具体机制不详,可能与内繁育、非随机交配以及瓶颈效应等因素有关。

表 6 短额负蝗和奇异负蝗在各个基因座的 *F* 统计量

Table 6 <i>F</i> statistics at each locus of <i>A. sinensis</i> and <i>A. peregrina</i>						
基因座位 locus	奇异负蝗 <i>A. peregrina</i> .			短额负蝗 <i>A. sinensis</i>		
	<i>F_{IS}</i>	<i>F_{ST}</i>	<i>F_{IT}</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>F_{ST}</i>	<i>F_{IT}</i>
<i>Aat</i> -1	0.074	0.018	0.090	0.732	0.014	0.736
<i>Aat</i> -2	0.479	0.084	0.522	0.171	−0.010	0.163
<i>Ck</i> -1	0.885	0.015	0.887	0.910	−0.022	0.908
<i>Ck</i> -2	0.966	0.019	0.967	1.000	−0.010	1.000
<i>G3pdh</i>	0.000	0.000	0.000	−0.065	−0.010	−0.076
<i>Hex</i> -1	1.000	0.078	1.000	1.000	0.083	1.000
<i>Hex</i> -2	0.901	0.277	0.929	1.000	0.001	1.000
<i>Hex</i> -3	0.901	0.277	0.929	1.000	0.001	1.000
<i>Idh</i> -1	—	—	—	0.332	0.032	0.354
<i>Idh</i> -2	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Ldh</i>	0.270	0.059	0.313	0.597	0.070	0.625
<i>Mdh</i> -1	0.737	0.010	0.740	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh</i> -2	0.000	0.000	0.000	0.001	−0.002	−0.001
<i>Me</i>	0.337	0.130	0.423	0.657	−0.004	0.655
<i>Pgi</i>	0.017	0.039	0.055	0.766	0.061	0.780
<i>Pgm</i>	−0.025	0.024	−0.000	0.439	0.161	0.529
平均值±标准误 Mean±SE	0.513±0.120	0.087±0.027	0.555±0.110	0.646±0.084	0.045±0.023	0.661±0.076

奇异负蝗 *Me*-c(0.318~0.740)和短额负蝗 *Hex*-1-a(0.800~1.000)及 *Ldh*-b(0.487~0.750)等位基因频率表现出由北向南递增的梯度变异,表明 *Me* 和 *Hex*、*Ldh* 基因座上的等位基因频率与负蝗地理分布存在一定的相关关系。这种梯度变异的进一步证实,可揭示负蝗种群在等位酶基因座上的地理变异及等位基因对环境的适应性,也为进一步揭示负蝗种群分布模式和进化历史提供科学依据。

短额负蝗和奇异负蝗是典型的地域性分布种类,善于跳跃,不做远距离迁飞,受自身扩散能力的限制,从理论上讲,中等程度的地理隔离可显著限制种群之间的基因交流,从而导致种群之间产生遗传分化,但是等位酶数据表明,两种负蝗种内种群间的遗传分化并不显著(短额负蝗 $F_{ST}=0.045\pm0.023$, $p>0.05$, 奇异负蝗 $F_{ST}=0.087\pm0.027$, $p>0.05$),种群间高的遗传一致度(*I*)(短额负蝗为 0.978~0.994,奇异负蝗为 0.962~0.996)和低遗传距离(*D*)(短额负蝗为 0.088~0.142,奇异负蝗为 0.073~0.184),也进一步说明短额负蝗和奇异负蝗种内种群间的遗传分化不明显。自然因素(如风力和水流)或/和人类的生产活动有可能促进了种群间的基因交流,从而降低了遗传分化。根据 Wright 和 Slatkin 的观点,若每代迁入个体数 $N_m>1$,基因流就足以抵制遗传漂变的作用,同时也可以防止种群分化的发生^[19, 20]。

奇异负蝗和短额负蝗种内的 Nei's 遗传一致度(*I*)(奇异负蝗为 0.962~0.996,短额负蝗为 0.978~0.994)明显高于种间的 *I*(0.379~0.451),而种内的 Roger's 遗传距离(*D*)(奇异负蝗为 0.073~0.184,短额负蝗为 0.088~0.142)明显低于种间的 *D*(0.661~0.712)。对果蝇 *Drosophila willistoni* 的研究表明:种团和地理种群间的平均遗传距离为 0.031 ± 0.01007 ,亚种间为 0.230 ± 0.016 ,近缘种间为 0.581 ± 0.0039 ,非近缘种间为 1.056 ± 0.068 ,后来的研究进一步证明了这些数据是具有普遍意义的^[21]。由此可知,奇异负蝗和短额负蝗属于近缘种,这与形态分类结果^[2]和核型分析结果^[7]相吻合,表明等位酶分析能较好地反映负蝗同属种间亲缘关系及种内种群间遗传分化,若推断更高阶元的系统发生,则需结合其他性状及遗传标记进行综合分析。

References:

[1] Wang J Y, Yao S H, Zhou J. The harming of locusts in Guiyang and the prophylaxis and treatments. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Science)*, 1998, 16(3): 1~4.

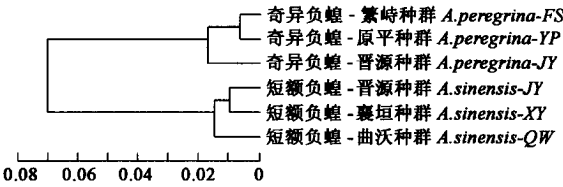


图 1 短额负蝗和奇异负蝗 6 个种群以 Roger's 遗传距离为基础的
Fig. 1 Cluster analysis based on Roger's genetic distance in six populations of *A. sinensis* and *A. peregrina*

[2] Zheng Z M. *The Taxonomy of Grasshopper*. Xi'an: Shaanxi Normal University Press, 1993. 76~80.

[3] Zhang J Y, eds. *Grasshoppers in Shanxi*. Taiyuan:Shanxi Science and Technology Press, 1995. 50~53.

[4] Liu C M, Lian Z M. Comparisons of diversity of grasshopper community in fragmentary forest of Nanniwan. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(6): 1222~1229.

[5] Lian Z M, Yu G Z. Analysis on the edge responses of grasshoppers to the edge zone between fieldland and wasteland. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(8): 1269~1275.

[6] Yan Z C, Chen Y L. Effect of grazing on habitat structure and habitat selection of grasshoppers of *Leymus chinensis* prairie. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, **18**(3): 278~282.

[7] Yao S H, Wang J Y, Zhou J, Wu C M. Cluster analysis of the karyotype resemblance-near coefficients of nine locust species. *Acta Entomologica Sinica*, 1998, **41**(2): 135~139.

[8] Xu P L, Xie A L, Gu X M. A comparative study between two *Atractomorphas* of EST isozymes. *Acta Entomologica Sinica*, 2001, **19**(3): 36~38.

[9] Han F Y, Yan H F. Nutritional components of *Atractomorpha sinensis* and the evaluation of its utilization. *Entomological Knowledge*, 2002, **39**(1): 57~59.

[10] Wang S L, Sheng C F, Qiao C L. Genetic variability of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) population from different geographies. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(10): 1718~1723.

[11] Wang Z R. *Plant Allozyme Analysis*. Beijing: Science Press, 1998.

[12] Swofford D L, Selander R B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *Journal of Heredity*, 1981, **72**: 419~426.

[13] Goudet J. FSTAT (vers. 1.2): a computer program to calculate *F-statistics*. *J. Hered*, 1995, **86**: 485~486.

[14] Weir BS, Cockerham CC. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 1984, **38**: 1358~1370.

[15] Xie G W, Yan H M, Zhang W H, eds. *Biodiverisity Conservation and Utilization*. Hu'nan: Hu'nan Science and Technology Press, 2001, 1~2.

[16] Li C L, Duan Y H, Lu F P, *et al.* Genetic differentiation among four populations of Chinese rice grasshopper *Oxya chinensis*. *Acta Zoologica Sinica*, 2004, **50**(2): 187~192.

[17] Li C X, Duan Y H, Zheng X Y, *et al.* Genetic studies on eight populations of eight locust species from Shanxi Province, China. *Acta Genetica Sinica*, 2003, **30**(2): 119~127.

[18] Li C X, Zheng X Y, Ma E B. Genetic differentiation of different populations of four locust species in China. *Acta Genetica Sinica*, 2003, **30**(3): 234~244.

[19] Wright S. Evolution in Mendelian population. *Genetics*, 1931, **16**: 97~159.

[20] Slatkin M. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequency. *Genetics*, 1995, **139**: 457~462.

[21] Xu G, Guo Y Y, Wu K M. Allozyme variations within and among f ive geographic populations of *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Acta Entomologica Sinica*, 2000, **43** (Suppl.): 63~69.

参考文献:

[1] 王景佑, 姚世鸿, 周江. 贵阳地区蝗虫的危害与防治. 贵州师范大学学报(自然科学版), 1998, **16**(3): 1~4.

[2] 郑哲民. 蝗虫分类学. 西安: 陕西师范大学出版社, 1993. 76~80.

[3] 张经元主编. 山西蝗虫. 太原: 山西科学技术出版社, 1995. 50~53.

[4] 刘缠民, 廉振民. 南泥湾片段森林蝗虫群落多样性比较. 生态学报, 2003, **23**(6): 1222~1229.

[5] 廉振民, 于广志. 农田-荒地边缘地带中蝗虫边缘反应分析. 生态学报, 2001, **21**(8): 1269~1275.

[6] 颜忠诚, 陈永林. 放牧对蝗虫栖境结构的改变及其对蝗虫栖境选择的影响. 生态学报, 1998, **18**(3): 278~282.

[7] 姚世鸿, 王景佑, 周江, 等. 九种蝗虫核型近似系数的聚类分析研究. 昆虫学报, 1998, **41**(2): 135~139.

[8] 徐萍莉, 谢爱林, 谷晓明. 2 种负蝗酯酶同工酶的比较研究. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2001, **19**(3): 36~38.

[9] 韩凤英, 阎海芳. 短额负蝗的营养成分与利用评价. 昆虫知识, 2002, **39**(1): 57~59.

[10] 王少丽, 盛承发, 乔传令. 不同地理种群小菜蛾的遗传多样性分析. 生态学报, 2002, **22**(10): 1718~1723.

[11] 王中仁. 植物等位酶分析. 北京: 科学出版社, 1998.

[15] 谢国文, 颜亨梅, 张文辉, 等编著. 生物多样性保护与利用. 湖南: 湖南科学技术出版社, 2001. 1~2.

[17] 李春选, 段毅豪, 郑先云, 等. 山西省 8 种蝗虫 8 个种群的遗传学研究. 遗传学报, 2003, **30**(2): 119~127.

[18] 李春选, 郑先云, 马恩波. 中国 4 种蝗虫不同种群的遗传分化. 遗传学报, 2003, **30**(3): 234~244.

[21] 徐 广, 郭予元, 吴孔明. 棉铃虫地理种群的等位酶变异. 昆虫学报, 2000, **43**(增刊): 63~69.