



飞蝗的种群遗传学与亚种地位^{*}

马川 康乐^{**}

(中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101)

摘要 飞蝗是一种重大农业害虫,其分布范围几乎覆盖了东半球的整个温带和热带地区。由于飞蝗的远距离迁移习性,不同地理种群间的基因交流非常复杂。基于形态学特征,飞蝗曾被建议划分为13个亚种。然而,这些亚种的分类地位一直存有争议,不同亚种或地理种群间的亲缘关系也不十分清楚。近年来飞蝗分子谱系地理学研究的开展,尤其是基于线粒体基因组序列的研究,为飞蝗的种群遗传关系提供了全新的观点。线粒体基因组研究结果表明,飞蝗起源于非洲,通过南北2个主要线路扩散到整个旧世界。分子证据证明世界范围内仅有2个飞蝗亚种,分布于欧亚大陆温带地区的飞蝗属于亚洲飞蝗 *Locusta migratoria migratoria*,分布于非洲、大洋洲和欧亚大陆南部地区的飞蝗属于非洲飞蝗 *L. m. migratorioides*,所有其它的亚种和地理宗都是这2个亚种的地理种群。文中就飞蝗的种群遗传学、亚种分类的研究历史和研究进展进行了综述,还就许多飞蝗地理种群的谱系地理关系进行了讨论。

关键词 飞蝗, 种群遗传学, 亚种分类, 线粒体基因组

Population genetics and the subspecific taxonomy of the migratory locust

MA Chuan KANG Le^{**}

(State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents,
Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract The migratory locust, *Locusta migratoria*, is a notorious agricultural pest with a wide distribution in temperate and tropical areas of the Eastern Hemisphere. Due to the long-distance migration of the migratory locust, complex gene flow exists among geographic populations. Based on morphometrics, this species was previously divided into 13 subspecies. However, the validity of this classification is contentious and genetic relationships among different subspecies or geographic populations have not been fully resolved by traditional morphometrics-based studies. Recent progress in research on the molecular phylogeography of the migratory locust, especially that based on complete mitochondrial genomes, provides new insights for population genetic relationships. A study of mitochondrial genomes indicates that the migratory locust originated in Africa and dispersed worldwide via southern and northern routes. Evidence from mitochondrial genomes supports the view that there are only two valid subspecies; *L. m. migratoria*, distributed in the temperate regions of the Eurasian continent, and *L. m. migratorioides*, distributed in Africa, Oceania, and southern Eurasia. All other previously designated subspecies are geographic populations of these two subspecies. We review the history and recent progress in research on the population genetics and subspecific taxonomy of the migratory locust, and discuss phylogeographic relationships among locust populations.

Key words *Locusta migratoria*, population genetics, subspecific taxonomy, mitochondrial genome

飞蝗 *Locust migratoria* L. 是世界上分布范围最广泛的一种蝗虫。飞蝗的迁飞能力极强,在其一

^{*} 资助项目:“973 课题”(2012CB114102);国家自然科学基金(30830022)。

^{**} 通讯作者, E-mail: lkang@ioz.ac.cn

收稿日期:2012-10-12, 接受日期:2012-11-20

个世代内可以聚集迁飞长达 2 575 km (Waloff, 1940), 这种强大的迁飞能力使其分布范围比其它昆虫都更广阔。飞蝗几乎覆盖了东半球的整个温、热带地区, 其分布的北界与欧亚大陆的针叶林地带南缘大体相符, 南达新西兰南部岛屿, 西至大西洋的亚速尔群岛, 东抵太平洋的斐济 (Uvarov, 1966, 1977; Farrow and Colless, 1980)。飞蝗可能是完全依靠自己的飞行能力扩散和迁移到如此大范围的唯一的一种昆虫。飞蝗也是一种重要的世界性农业害虫, 蝗灾的爆发往往造成严重的经济损失。直到现在, 飞蝗仍然是非洲、亚洲和澳洲许多国家重要的农业害虫。因其重要性和分布的广泛性飞蝗一直以来就是世界许多国家昆虫学教科书和基础科学研究的模式系统。

飞蝗隶属于昆虫纲 (Insecta) 直翅目 (Orthoptera) 蝗科 (Acrididae), 由卡尔·林奈 (Carolus Linnaeus) 于 1758 年命名为 *Locusta migratoria*。现在, 飞蝗属 *Locusta* 是一个单型属, 即只包含一个有效物种——飞蝗 *L. migratoria* L. (Eades, 2001)。飞蝗具有明显的多型现象, 即在不同的种群密度条件下, 表现出群居型 (gregaria) 和散居型 (solitaria) 2 种不同的生态型, 两者在形态特征、生理机能、体色和行为等方面呈现出极大的差异 (Uvarov, 1966, 1977)。因此, 在 Uvarov (1921) 提出蝗虫变型理论之前, 飞蝗的群居型和散居型曾分别被鉴定为 2 个不同的飞蝗种: 即 *L. migratoria* 和 *L. danica* L. (Uvarov, 1966)。直到 Uvarov (1921) 对飞蝗属进行分类修订并首次提出型多态性的理论, 人们才对飞蝗的两型本质有了初步的认识, 确立了飞蝗属只有飞蝗 *L. migratoria* 一个物种, 而群居型和散居型只是飞蝗的 2 个生态型 (ecological form 或 phase), 不是 2 个独立的物种。在蝗虫密度发生变化时, 群居型和散居型可以相互转变, 这一现象被称之为型变 (phase transition)。在自然条件下, 当蝗虫在高密度下, 例如 10 ~ 50 头/m² 或者更高时, 容易形成群居型, 虫体运动活跃, 喜欢集群, 成虫有远距离迁飞习性; 在 0.1 ~ 1 头/m² 或以下时, 蝗虫容易以散居型的形式存在, 运动不活跃, 尽量避免个体间的接触。因此, 蝗灾的发生总是与蝗虫群居型的形成和大规模迁飞密切相关。由于飞蝗分布的广泛性以及形态学上普遍存在的地理变异特点, 飞蝗的许多地理种群被命名为亚种。

1 飞蝗种群的分化与亚种划分

在长期适应不同地理环境的过程中, 飞蝗地理种群在形态、生理学等方面产生了一定的分化。由于飞蝗两型不同个体以及地理种群的主要差别体现在数量性状上, Uvarov (1921) 创立了用于区别飞蝗两型和不同亚种的一系列形态测量学 (morphometrics) 数据及其比值, 该分类方法一直为世界蝗虫学者所推崇和沿用。另外, 飞蝗卵的滞育特性也曾被用来区别温带和热带飞蝗的亚种地位 (Farrow and Colless, 1980)

基于形态测量学的方法, Uvarov (1921) 不仅成功地区分开飞蝗的群居型和散居型, 而且根据群居型飞蝗的形态测量数据, 在世界上第一次订正了当时世界上飞蝗的 5 个亚种: 亚洲飞蝗 *L. m. migratoria* (Linnaeus, 1758) (黑海附近、中亚、中国北部)、地中海飞蝗 *L. m. cinerascens* (Fabricius, 1781) (地中海附近)、东亚飞蝗 *L. m. manilensis* (Meyen, 1835) (中国东部和南部、日本、东南亚)、非洲飞蝗 *L. m. migratorioides* (Reiche and Fairmaire, 1850) (非洲热带地区) 和马达加斯加飞蝗 *L. m. capito* (Saussure, 1884) (马达加斯加)。随后, 按照 Uvarov (1921) 提出的方法, 先后又有 5 个飞蝗亚种被发表: 俄罗斯飞蝗 *L. m. rossica* Uvarov & Zolotarevsky, 1929 (欧洲中西部以及俄罗斯的欧洲部分)、西欧飞蝗 *L. m. gallica* Remaudière, 1947 (法国西南部)、缅甸飞蝗 *L. m. burmana* Ramme, 1951 (缅甸)、何氏飞蝗 *L. m. remaudierei* Harz, 1962 (欧洲北部) 和西藏飞蝗 *L. m. tibetensis* Chen, 1963 (西藏)。Uvarov (1966) 认为西藏飞蝗 *L. m. tibetensis* Chen 是缅甸飞蝗 *L. m. burmana* Ramme 的同物异名。同时, 他认为印度、澳大利亚北部、新西兰以及东半球诸多岛屿等当时尚未研究过的地区可能存在着新的亚种。英国海外有害生物研究中心出版的《农业蝗虫手册》(COPR, 1982) 则指出飞蝗亚种还应包含印度飞蝗、阿拉伯飞蝗和澳大利亚飞蝗, 这样飞蝗的定名和尚待定名亚种总数达到了 13 个 (郭鄂等, 1991)。

现在, 联合国粮农组织 (FAO) 网站上的飞蝗分布地区图 (http://www.fao.org/ag/locusts-CCA/common/ecg/1078/en/LMI_-_Distribution_map3.pdf) 指出, 飞蝗应划分为 10 个亚种, 它取消了何氏

飞蝗、俄罗斯飞蝗和西藏飞蝗的亚种命名,指出印度飞蝗、阿拉伯飞蝗和澳大利亚飞蝗应给予亚种地位,但未定正式学名。

在没有明显地理隔离的地区,亚洲飞蝗和东亚飞蝗是依靠卵的滞育特性来区分的(Uvarov, 1966)。产生滞育的单体性飞蝗属于亚洲飞蝗,非滞育的多化性飞蝗属于东亚飞蝗。后来的研究证明这样的依据也是不充分的(康乐等,1989;康乐和陈永林,1991;张民照和康乐,2005)。在中国和日本,飞蝗卵的滞育率从南到北是连续变化的(Tanaka, 1994; Tanaka and Zhu, 2008),而且飞蝗卵的抗寒性也是连续变化的(Jing and Kang, 2003)。

2 基于形态测量学方法的飞蝗地理种群关系

当对飞蝗进行大规模取样时,使用形态测量学方法区分飞蝗亚种变得十分困难,但是,却为研究飞蝗地理种群的相互关系提供了有利的条件。特别是当分子标记技术没有发展起来时,相近的地理种群往往具有相似的形态测量数据成为当时的一种普遍认识。

Farrow 和 Colless(1980)曾收集了当时世界上 40 多个地区的飞蝗标本和形态测量数据,运用数值分类学的方法研究了飞蝗地理种群的相互关系。尽管地理上相近的飞蝗种群得到了良好的归类,但是数值分类不能为飞蝗的亚种划分提供充足的依据(Farrow and Colless, 1980),特别是世界上许多地区的飞蝗样本没有被包括进去,中国的样本也很少。由于飞蝗亚种分类地位的有效性在学术界备受争议,Farrow 和 Colless(1980)甚至认为有必要结合其他分析手段来揭示飞蝗的种下分类和分化。

为了阐明中国飞蝗地理种群的相互关系,康乐等(1989)曾对我国 21 个散居型飞蝗地理种群的形态测量数据进行了数值分析,将其归为 4 个类型,并提出我国飞蝗 3 亚种的分界线。同时,他们也指出在空间和时间上连续大量取样时,形态测量学的方法对于确定飞蝗亚种的地位是比较困难的。随后,康乐和陈永林(1991)增加了取样点,对世界范围内 38 个地理种群的飞蝗进行了类似的数值分析,揭示了世界主要地区飞蝗种群的联系,证明了新疆的飞蝗与俄罗斯的飞蝗关系极为

密切,证实了西藏飞蝗的独特性。然而,外部形态特征易受环境影响而发生变化,例如,尽管散居型飞蝗种群的形态测量数据比群居型更稳定,但在低密度的飞蝗种群中,温度和降雨都影响整个个体的形态(康乐和陈永林,1991)。

国内外的这几项研究虽然阐明了一些飞蝗地理种群的相互关系,但是也再一次说明形态测量学方法不能很好地用来区分飞蝗的亚种和研究种群的相互关系。

3 基于分子标记的地区性飞蝗种群关系及亚种划分

近年来,分子标记的开发及应用,克服了以往形态学研究中环境变化造成的影响,而且不受昆虫发育阶段、形态特征不完整等因素的限制,因而是形态分类鉴定的重要补充,为分子分类学和进化生物学研究提供了更有效的手段。RAPD (random amplified polymorphic DNA, 随机扩增的多态性 DNA) 以其快速、简便、灵敏度高的优势,在 PCR 技术兴起以后广泛应用于遗传多态性的研究中,同时也存在特异性低和可重复性较差等问题(Bardakci, 2001)。微卫星(microsatellite)标记具有很大的遗传变异,以及很高的稳定性和分辨率,被广泛应用于种下阶元的系统进化研究中(Guichoux *et al.*, 2011)。线粒体 DNA (mitochondrial DNA, mtDNA) 由于本身的优越性(如拷贝数多,进化速度快,一般无重组,结构相对保守等)(Boore, 1999),与上面两种分子标记同时广泛应用于种群遗传关系的研究。

分类学的研究提出飞蝗包含数量众多的亚种,说明世界范围内的飞蝗种群很可能具有较高的形态变异性和多样性。通过分子遗传标记的研究,可以深入地揭示飞蝗不同地理种群的遗传多样性。种群的遗传多样性是种群生存适应和发展进化的前提,所以对飞蝗不同地理种群的遗传多样性及遗传结构的深入研究,对于推测飞蝗种群在各地的形成、发展及分布规律,实现对蝗灾的有效治理,具有重要的理论基础和现实意义。因此,近 10 年来国内外学者利用多种分析手段,试图在分子水平上阐明飞蝗的谱系地理关系,并由此确定飞蝗的种下阶元划分。

张民照和康乐(2001)首先对我国境内 3 个飞蝗亚种的样本(传统分类中的东亚飞蝗采自天津

北大港,亚洲飞蝗采自内蒙古巴彦淖尔盟,西藏飞蝗采自西藏拉萨和日喀则)进行 RAPD 分析,其聚类图表明每个亚种各自形成独立一支,说明这 3 个亚种间有明显的分化。随后,张民照和康乐(2005)又进一步利用 RAPD 技术分析了我国 11 个地理种群的遗传分化及相互关系,发现这些种群的聚类可分成黄淮平原、新疆与内蒙、西藏和海南四大支。这项研究第一次从分子遗传学的角度说明了西藏和海南飞蝗种群存在联系,动摇了雅鲁藏布江流域的飞蝗属于温带种群的认识。同时,飞蝗在中国东部呈现明显的连续和梯度变异特点,张民照和康乐(2005)认为将中国东部地区的飞蝗进一步划分亚种既不实际也无必要。任俐等(2005)采用 RAPD 方法研究了新疆种群和中国东部地区 4 个地理种群的遗传多样性,得到了与张民照和康乐(2005)类似的结果,即中国东部地理种群间的亲缘关系较近,它们与新疆种群间的关系较远,而且 5 个种群的亲缘关系与地理距离并无相关性。

基于线粒体基因 12S rRNA 和 *nad5* 基因序列构建的系统发生树表明山西与新疆的飞蝗,西藏林芝与非洲的飞蝗存在较近的亲缘关系(叶维萍等,2005)。李美等(2008)通过分析线粒体基因组中的部分片段(主要包括 5 个蛋白编码基因 *cox2*、*cox3*、*atp6*、*atp8* 和 *nad3* 的部分序列),发现西藏阿里地区与新疆、河北地区飞蝗间的亲缘关系明显近于其与海南、非洲飞蝗间的关系,据此作者推测西藏阿里地区的飞蝗应为亚洲飞蝗,并指出该地区是否同时存在西藏飞蝗还有待于进一步研究。

张德兴等(2003)与 Zhang 等(2009)利用来自非洲厄立特里亚的飞蝗种群作为外群,在更大范围内分析了我国 25 个飞蝗地理种群的 8 个独立微卫星位点的信息。他们发现尽管飞蝗具有很强的迁飞能力,中国境内的飞蝗仍可分为 3 个遗传差异极为显著的类群:西藏种群、南方种群和北方种群。西藏种群包括西藏及邻近高海拔地区的飞蝗,属于传统观点认为的西藏飞蝗亚种;南方种群是海南岛的飞蝗,属于东亚飞蝗亚种;北方种群是指来自中国西北部、中部及东部地区的飞蝗,它包括了传统分类观点认为的亚洲飞蝗和东亚飞蝗 2 个亚种。由此看来,中国华北及东部沿海地区的飞蝗应属于亚洲飞蝗,而不是之前普遍认为的东亚飞蝗。在不同地理种群的聚类关系方面,中国

南、北方种群的亲缘关系最近,这 2 个种群再与西藏种群形成姐妹群关系。

Tokuda 等(2010)测定了 25 个日本飞蝗种群和 10 个其他地区飞蝗种群 *cox1*、*nad2*、*cob* 和 *rrnS* 等线粒体基因的部分片段(总长度为 2 181 bp),聚类分析结果显示,其所研究的飞蝗分为两大类,一类来自日本北部和中国北部地区,另一类主要来自日本南部岛屿、中国海南岛、东帝汶、澳大利亚、埃塞俄比亚、法国以及日本的 Tsushima 和本州岛,作者推断日本的飞蝗有多种起源。然而,该研究只涉及到传统分类学中诸多飞蝗亚种中的很小一部分,因而不能从根本上解决飞蝗的种群遗传关系和种下分类问题。

4 世界范围飞蝗种群关系、亚种划分及其扩散途径

之前对飞蝗种群关系的研究大都局限于个别或少数地区,如果把局部地区的飞蝗种群孤立出来进行研究,这样的分析会有片面性,甚至有可能得出错误的结论。例如, Tokuda 等(2010)的研究结果表明非洲埃塞俄比亚种群与中国海南种群亲缘关系较近,而与中国北方种群关系较远,如果非洲与中国南方种群具有较近亲缘关系的结论正确的话, Zhang 等(2009)选用来自非洲厄立特里亚的飞蝗种群作为外群来分析中国境内飞蝗种群的遗传关系就不合理了,中国南方种群与北方种群的姐妹群关系也许就不成立了。由此可见,要准确阐明飞蝗的谱系地理关系,进而推测该物种的历史演化过程并澄清其亚种分类地位,需要从整个世界的大尺度下全面系统地研究。

Chapuis 等(2008)研究了世界上 25 个地理种群的飞蝗微卫星位点信息,根据历史记录,这些种群所在的地区出现蝗灾的频率和蝗灾危害程度差异很大。通过 14 个微卫星位点的变异信息分析,该研究否定了飞蝗分为 2 种不同的遗传类型,即周期性爆发成灾的类型和很少爆发成灾的类型。该研究中的邻位连接树将所有飞蝗种群分为两大类,一类包括来自亚欧非大陆上的种群,另一类包括印度洋和太平洋岛屿上的种群,这种聚类结果对传统分类学中飞蝗亚种划分的合理性提出质疑。然而,由于较低的分支支持率以及缺少外群序列定位树根,主要分支内部的进化关系很不明确。同时,这也说明仅仅使用微卫星位点信息不

能有效地构建合理的飞蝗分子地理谱系。

本文作者所在的研究组,长期研究飞蝗生物学,积累了来自不同地区的大量的飞蝗标本,并曾研究发现,小车蝗属 *Oedaleus* Fieber 和车蝗属 *Gastrimargus* Saussure 与飞蝗属在进化上亲缘关系最近 (Ma *et al.* ,2009)。Ma 等 (2012) 收集了亚洲、欧洲、非洲和大洋洲的 53 个地理种群的飞蝗标本,几乎涵盖了传统分类学中飞蝗的所有亚种。作者测定了其中 65 个线粒体基因组 DNA 的全长序列,同时用亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus* 和云斑车蝗 *Gastrimargus marmoratus* 作为外群,构建了系统发生树,并对 263 个飞蝗标本的 *cox1*、*nad5* 和 *cob* 这 3 个具有最高变异水平的线粒体基因进行了单倍型网络分析。遗传多样性比较分析揭示飞蝗起源于非洲。飞蝗的近缘属中,小车蝗属被认为是非洲埃塞俄比亚地区起源,车蝗属下 23 个种中的 15 个种分布于非洲,*Humbe* Bolívar、*Oreacris* Bolívar 以及 *Locustana* Uvarov 这 3 个属下的物种为埃塞俄比亚地区的特有种 (Ritchie, 1981, 1982),这些近缘属的分布模式进一步支持飞蝗的非洲起源。基于系统发生树和单倍型网络图, Ma 等 (2012) 推测飞蝗经由南北两条线路扩散到整个旧世界 (图 1)。北方种群的演化受更新世冰期的影响较大,中国东部沿海地区的飞蝗应当是末次冰期结束后由欧洲南部的避难所迁飞过来并建群形成的。南方种群从非洲经由阿拉伯半岛,并继

续沿海岸线扩散到印度、中国南部、东南亚和澳大利亚,这与人类走出非洲的路线 (Macaulay *et al.* , 2005; Mellars, 2006) 基本吻合,但要早于人类的迁移扩散。

Ma 等 (2012) 的研究表明,世界范围内的飞蝗可以分为南北两大种群支系 (lineage) (图 1)。其中,北方种群主要分布于欧亚大陆的温带地区,南方种群主要分布于热带地区,包括欧亚大陆的南部、非洲和大洋洲,南北种群的分布区几乎没有重叠 (法国南部、日本南部的个别种群除外)。通过正选择检测发现,飞蝗南北种群各有一个氨基酸位点受到了正选择,证明 2 个种群在不同的环境条件下产生了适应性的进化。另一方面,分子变异分析 (analysis of molecular variance, AMOVA) 显示,飞蝗种群中 87.45% 的遗传变异分布在南、北种群之间,南方种群、北方种群内部不同地理种群间的遗传变异占 4.96%,同一地理种群内部的遗传变异占 7.59%。该结果说明飞蝗南北种群之间具有很高的分化程度,而这 2 个种群内部的分化程度较低。飞蝗南北种群的分化时间约为 89.5 万年前,南方种群的分化约在 34.3 万年前,而北方种群的分化相对较晚,仅在 11.3 万年前。从上述结果来看,世界范围内的飞蝗应该划分为 2 个亚种,北方种群为亚洲飞蝗 *L. m. migratoria* (Linnaeus), 南方种群为非洲飞蝗 *L. m. migratorioides* (Reiche & Fairmaire) (图 1)。以往

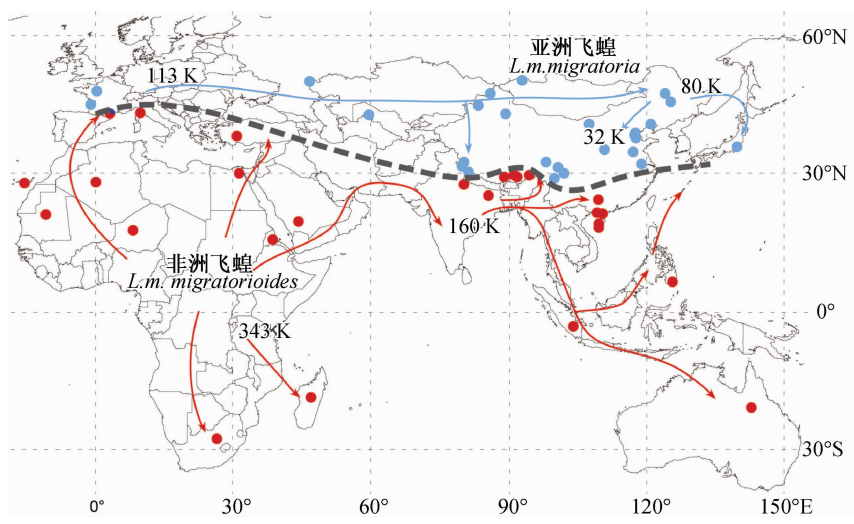


图 1 亚洲飞蝗与非洲飞蝗的分布范围 (修改自 Ma *et al.* ,2012)

Fig.1 Distribution ranges of *L. m. migratoria* and *L. m. migratorioides*
(modified from Ma *et al.* ,2012)

文献中提出的西欧飞蝗 *L. m. gallica* Remaudière、何氏飞蝗 *L. m. remaudierei* Harz、地中海飞蝗 *L. m. cinerascens* (Fabricius)、俄罗斯飞蝗 *L. m. rossica* Uvarov & Zolotarevsky 都应属于亚洲飞蝗亚种。亚洲热带地区的东亚飞蝗 *L. m. manilensis* (Meyen)、雅鲁藏布江流域的西藏飞蝗 *L. m. tibetensis* Chen、缅甸飞蝗 *L. m. burmana* Ramme、马达加斯加飞蝗 *L. m. capito* (Saussure), 以及澳大利亚、印度、阿拉伯种群, 都应该是非洲飞蝗的种群。

在分子水平上, 同一亚种内的个体间具有较低的序列变异, 并且在进化树中形成单系群 (Zink, 2004)。根据这种亚种划分标准, Ma 等 (2012) 的研究表明传统分类中划分的很多飞蝗亚种是不成立的。例如, 非洲种群、阿拉伯种群、中国南部种群、印度种群、澳大利亚种群曾被认为是不同的亚种, 但它们具有较高的序列相似度, 而且这些种群并未各自形成单系群。另一个非常明显的例子是, 西藏东南部的飞蝗种群曾被订为西藏飞蝗 (陈永林, 1963), 后被确定为缅甸飞蝗的同物异名 (Uvarov, 1966)。虽然有些科学家通过形态测量学的方法或分子遗传学的方法证明了西藏飞蝗的独特性 (Farrow and Colless, 1980; 康乐和陈永林, 1991; 张德兴等, 2003; 张民照和康乐, 2005; Zhang *et al.*, 2009), 但终因研究方法的局限或研究材料的不足, 对西藏飞蝗的分类地位不能提出肯定性和广泛被接受的结论。在 Ma 等 (2012) 的研究中, 这些种群在进化树中并未构成一个单系群, 而是形成 2 个独立分支, 其中一支与非洲和欧洲南部种群关系最近, 这说明西藏东南部的飞蝗种群包括 2 个分化程度相对较高的遗传谱系。因此, 对这些种群来说, 无论缅甸飞蝗还是西藏飞蝗的亚种分类都是不合理的。同时, Ma 等 (2012) 发现西藏地区的飞蝗种群是 2 个亚种独立扩散形成的, 即西部阿里和北部那曲地区种群属于亚洲飞蝗, 而东南部雅鲁藏布江流域的飞蝗则属于非洲飞蝗。而且, 雅鲁藏布江流域的飞蝗是在历史上两次侵入该地区形成的, 这些结果说明西藏飞蝗种群存在不同的演化历史。

Ma 等 (2012) 的研究结果也揭示了飞蝗 2 个亚种在中国境内的分布范围, 其中非洲飞蝗分布在西藏东南部和南部热带及东南沿海地区, 亚洲飞蝗主要分布在中国的中西部、东北部地区以及

长江以北 (图 1)。该研究首次揭示了四川金沙江种群为亚洲飞蝗亚种, 它们可能是末次冰期后由横断山区的残遗种建群形成的, 又长期与中国北方和南方的种群相隔离。

5 展望

同大多数物种的研究一样, 飞蝗的种群进化关系和种下阶元分类研究经历了从形态测量数据获取到多样化的分子标记应用的过程。这些工作, 尤其是基于线粒体全基因组的研究 (Ma *et al.*, 2012), 为飞蝗的种群遗传学研究提供了丰富的遗传标记, 阐明了飞蝗的非洲起源并经由南北两条路线扩散的途径, 揭示了飞蝗种群在世界范围内的分化和适应特点, 澄清了飞蝗的亚种分类问题, 提出世界范围内的飞蝗分为亚洲飞蝗和非洲飞蝗这 2 个亚种。随着研究的深入, 以及更多标本的积累, 许多地区的飞蝗种群间的进化关系和亚种地位会进一步明确。

亚洲飞蝗与非洲飞蝗现有遗传分布格局的维持是与其适应性分化息息相关的 (Ma *et al.*, 2012), 因此我们推测, 即使增加取样密度, 可能会在飞蝗 2 个亚种的现有分布区域交界处发现更多的 2 个亚种共存的地理种群, 但世界范围内飞蝗分为 2 个亚种的整体格局是不会改变的。适应性的分化限制了飞蝗 2 个亚种间的基因交流, 它们在抗寒性上已产生了明显的分化 (Wang and Kang, 2005)。虽然两者之间并无生殖隔离, 但随着时间的推移, 这 2 个亚种间的遗传分化程度会进一步增加, 如果时间足够长, 不排除这 2 个亚种间产生生殖隔离的可能, 从而为新种形成提供了条件。

参考文献 (References)

- Bardacki F, 2001. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers. *Turk. J. Biol.*, 25:185–196.
- Boore JL, 1999. Animal mitochondrial genomes. *Nucleic Acids Res.*, 27(8):1767–1780.
- Chapuis MP, Lecoq M, Michalakakis Y, Loiseau A, Sword GA, Piry S, Estoup A, 2008. Do outbreaks affect genetic population structure? A worldwide survey in *Locusta migratoria*, a pest plagued by microsatellite null alleles. *Mol. Ecol.*, 17(16):3640–3653.
- COPR, 1982. The Locust and Grasshopper Agricultural

- Manual. Centre for Overseas Pest Research, London. 1 – 690.
- Eades CD, 2001. Version 2 of the Orthoptera species file online. *J. Orthoptera Res.*, 10(2):153 – 163.
- Farrow RA, Colless DH, 1980. Analysis of the interrelationships of geographical races of *Locusta migratoria* (Linnaeus) (Orthoptera: Acrididae) by numerical taxonomy, with special reference to subspeciation in the tropics and affinities of the Australian race. *Acrida*, 9(2): 77 – 99.
- Guichoux E, Lagache L, Wagner S, Chaumeil P, Léger P, Lepais O, Lepoittevin C, Malausa T, Revardel E, Salin F, Petit RJ, 2011. Current trends in microsatellite genotyping. *Mol. Ecol. Resour.*, 11(4):591 – 611.
- Jing XH, Kang L, 2003. Geographical variation in egg cold hardiness: a study on the adaptation strategies of the migratory locust *Locusta migratoria* L. *Ecol. Entomol.*, 28(2):151 – 158.
- Ma C, Liu C, Yang P, Kang L, 2009. The complete mitochondrial genomes of twoband-winged grasshoppers, *Gastrimargus marmoratus* and *Oedaleus asiaticus*. *BMC Genomics*, 10:156.
- Ma C, Yang P, Jiang F, Chapuis MP, Shali Y, Sword GA, Kang L, 2012. Mitochondrial genomes reveal the global phylogeography and dispersal routes of the migratory locust. *Mol. Ecol.*, 21(17):4344 – 4358.
- Macauley V, Hill C, Achilli A, Rengo C, Clarke D, Meehan W, Blackburn J, Semino O, Scozzari R, Cruciani F, Taha A, Shaari NK, Raja JM, Ismail P, Zainuddin Z, Goodwin W, Bulbeck D, Bandelt HJ, Oppenheimer S, Torroni A, Richards M, 2005. Single, rapid coastal settlement of Asia revealed by analysis of complete mitochondrial genomes. *Science*, 308(5724):1034 – 1036.
- Mellars P, 2006. Going east: New genetic and archaeological perspectives on the modern human colonization of Eurasia. *Science*, 313(5788):796 – 800.
- Ritchie JM, 1981. A taxonomic revision of the genus *Oedaleus* Fieber (Orthoptera: Acrididae). *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Entomol.*, 42(3):83 – 183.
- Ritchie JM, 1982. A taxonomic revision of the genus *Gastrimargus* Saussure (Orthoptera: Acrididae). *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Entomol.*, 44(4):239 – 329.
- Tanaka H, 1994. Geographic variation of embryonic diapause in the migratory locust, *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae), in Japan. *Jpn. J. Entomol.*, 62(4):629 – 639.
- Tanaka S, Zhu DH, 2008. Geographic variation in embryonic diapause, cold-hardiness and life cycles in the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) in China. *Entomol. Sci.*, 11(3):327 – 339.
- Tokuda M, Tanaka S, Zhu DH, 2010. Multiple origins of *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) in the Japanese Archipelago and the presence of two major clades in the world: evidence from a molecular approach. *Biol. J. Linn. Soc.*, 99(3):570 – 581.
- Uvarov BP, 1921. A revision of the genus *Locusta*, L. (= *Pachytylus*, Fieb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts. *Bull. Entomol. Res.*, 12(2): 135 – 163.
- Uvarov BP, 1966. Grasshoppers and Locusts, Vol. 1 Cambridge University Press, Cambridge. 1 – 481.
- Uvarov BP, 1977. Grasshoppers and Locusts, Vol. 2 Centre for Overseas Pest Research, London. 1 – 475.
- Waloff ZV, 1940. The distributions and migrations of *Locusta* in Europe. *Bull. Entomol. Res.*, 31(3):211 – 246.
- Wang XH, Kang L, 2005. Differences in egg thermotolerance between tropical and temperate populations of the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae). *J. Insect Physiol.*, 51(11):1277 – 1285.
- Zhang DX, Yan LN, Ji YJ, Hewitt GM, Huang ZS, 2009. Unexpected relationships of substructured populations in Chinese *Locusta migratoria*. *BMC Evol. Biol.*, 9:144.
- Zink RM, 2004. The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. *P. Roy. Soc. Lond. B. Bio.*, 271(1539):561 – 564.
- 陈永林, 1963. 飞蝗新亚种——西藏飞蝗. 昆虫学报, 12(4):463 – 475.
- 郭鄂, 陈永林, 卢宝廉, 1991. 中国飞蝗生物学. 济南: 山东科学技术出版社. 1 – 591.
- 康乐, 陈永林, 1991. 散居型飞蝗种群相互关系的数量分析. 动物学集刊, 8:71 – 82.
- 康乐, 李鸿昌, 陈永林, 1989. 中国散居型飞蝗地理种群数量性状变异的分析. 昆虫学报, 3(4):418 – 426.
- 李美, 朱恩林, 陈志群, 张龙, 2008. 基于 5 个 mtDNA 基因序列的中国 4 飞蝗地理种群系统发育关系研究. 北京农学院学报, 23(3):22 – 25.
- 任俐, 张建珍, 李春选, 郭亚平, 马恩波, 2005. 飞蝗五个自然种群的遗传分化研究. 山西大学学报(自然科学版), 28(4):415 – 420.
- 叶维萍, 叶海燕, 卢慧蕊, 黄原, 2005. 基于线粒体 12SrRNA 和 ND5 基因序列的中国飞蝗属 3 亚种系统发育关系研究. 昆虫分类学报, 27(1):5 – 13.
- 张德兴, 闫路娜, 康乐, 吉亚杰, 2003. 对中国飞蝗种下阶无划分和历史演化过程的几点看法. 动物学报, 49

(5);675 – 681.

220 – 230.

张民照, 康乐, 2005. 飞蝗 (*Locusta migratoria*) 地理种群在中国的遗传分化. 中国科学 C 辑 生命科学, 35 (3):

张民照, 康乐, 2001. 飞蝗总 DNA 的抽提及 RAPD 分析条件的摸索. 动物学研究, 22(1):20 – 26.