

用多态位点率和香农指数分析的 飞蝗地理种群遗传多样性

张民照

(北京农学院,北京 102206)

摘要:研究多态位点率和香农指数两种多样性参数所展示的飞蝗不同地理种群的遗传多样性。采用多态位点率和香农指数对飞蝗不同地理种群的 RAPD 数据进行了遗传多样性分析。飞蝗各种群平均多态位点率为 59.17%-77.38%,平均香农指数为 4.95-6.09。尽管两参数在不同引物之间存在极显著差异,但各种群的两参数之间的差异都不显著($p < 0.05$)。将香农指数分解为种群内和种群间两种水平的多样性,种群内多样性都比种群间的要大,平均所占比率分别为 66.85%和 23.15%,与用其他方法得到的结果类似。多态位点率和香农指数展示出中国飞蝗不同地理种群具较高的遗传多样性。两种多样性参数分析 RAPD 数据来展示昆虫遗传多样性是可行的。

关键词:飞蝗;地理种群;RAPD;香农指数;多态位点率

中图分类号:S433.2 **文献标识码:**A

The Genetic Diversity of Geographical Populations of the Migratory Locust Analyzed with the Percent of Polymorphic Loci and Shannon's Index

Zhang Minzhao

(Beijing University of Agricultural, Beijing 102206)

Abstract: To study the genetic diversity of different geographic migratory locust populations revealed by two different diversity parameters, the percent of polymorphic loci and Shannon's index. The RAPD data of different geographic populations of migratory locust in China were analyzed with the percent of polymorphic loci and Shannon's index. The average percent of polymorphic loci and the average Shannon's index for the migratory locust populations in China varied from 59.17% to 77.38% and 4.95 to 6.09, respectively. Although there were significantly differences between the two indexes for some primers, the differences of the two indexes amongst the migratory locust populations were not significant ($p < 0.05$). When the Shannon's index was partitioned into two levels to analyze the genetic diversity of geographic populations of migratory locust, the average diversity within populations (66.85%) was much more than that between populations (23.15%), which was the same as those obtained with other methods. Highly genetic diversity in different geographical population of the migratory locust in China was revealed by the percent of polymorphic loci and Shannon's index. Our results indicated that those two parameters were suitable to analyze RAPD data to reveal genetic diversity of insects.

Key words: *Locusta migratoria* L., geographic population, RAPD, the percent of polymorphic loci, Shannon's index

飞蝗(*Locusta migratoria* L.)是中国历史上三大自然灾害之一,给农业生产带来巨大灾害^[1]。为有效控制蝗害,前人对其形态、生理和生态学特性进行大量研

究^[2-3]。随分子生物学发展,越来越多分子遗传标记用于昆虫学研究中^[4]。前人用等位酶研究了河北平山与辽宁葫芦岛^[5]及天津北大港与河北黄骅^[6]飞蝗种群发现种

基金项目:北京农学院人才引进科研补贴经费;北京市教委“设施新生有害生物防控技术研究平台”(PXM2008_01_4207_055164)。

作者简介:张民照,男,1965年出生,山东胶南人,汉族,副教授,理学博士,研究方向为昆虫生态及害虫综合防治。主要学术成就主持和参加多项研究项目,发表论文近30篇。E-mail: minzhaozhang@sohu.com。

收稿日期:2008-06-12,修回日期:2008-06-27。

群间遗传分化程度较低,种群间分化与空间距离正相关^[7]。用微卫星张德兴等^[8]认为中国的飞蝗应重新划分其亚种分布范围。张民照^[9]用微卫星研究发现飞蝗地理种群存在高度多样性。RAPD 因具许多优点而被大量应用于昆虫学研究中^[10],张民照等对飞蝗 RAPD 反应条件进行优化研究,并分析了飞蝗地理种群的遗传关系,种群聚成 4 分支,支持微卫星的研究结果^[11-12];任例等^[13]也发现种群间存在分化。在生态学多样性研究中香农指数和多态位点率被大量用于多样性分析,香农指数最早用于人类遗传多样性研究^[14];Chalmer 等^[15]首次用该指数分析毒鼠豆种群 RAPD 数据。利用这些生态学多样性参数分析飞蝗地理种群共显性数据以展示其遗传多样性的研究涉及较少,为此该文用此两参数对中国飞蝗地理种群 RAPD 数据进行分析,目的在于研究飞蝗地理种群的遗传多样性,并验证这些指数在分析 RAPD 数据的适宜性,为飞蝗生态治理提供依据。

1 材料和方法

1.1 RAPD 分析及数据分析

飞蝗样本采集、总 DNA 抽提及 RAPD 分析按以前步骤进行^[11-12]。在电泳图谱中,RAPD 假定扩增每条带代表模板 DNA 上的一个位点,当所有个体都扩增出同一条带时,此带就被认为是单态带;而那些在某些个体中能扩出在其它个体中不能扩出的带则被认为是多态带。统计扩增出的条带(包括能够稳定扩增的弱带),将有扩增条带的个体、引物统计为 1,无扩增的统计为 0,组成 0,1 数据阵,然后依据 0,1 数据阵进行数据分析。

1.2 多态位点比率

多态位点率可反映种群遗传多样性的。以每个不同分子量的扩增片段作为一个位点,对某一位点而言,变异个体的频率大于 0.01 时,此位点就是多态位点,多态位点频率就是多态位点占总位点的比率^[16]。

1.3 香农指数

种群内的遗传分化可用香农指数进行估算,指数越大遗传多样性越大,种群分化的程度越高。假定每个 RAPD 位点上有两个等位基因例如 A 和 a,可扩增出的带是显性等位基因 A,不能扩增出的带是隐性等位基因(Null allele)a; A 和 a 的频率分别是 p 和 q, $p+q=1$,则基因型 AA, Aa 和 aa 的期望频率分别为 P^2 , $2pq$ 和 q^2 。由于 RAPD 是显性标记,不能区分纯合体和杂合体,即不能区分 AA 和 Aa,因此对某种群中的某位点可观测的数值只是含有显性基因型(AA 和 Aa)的个体比率(1-X)和隐性基因型(aa)个体的比率(X)。如果

此种群处于 Hardy-Weinberg 平衡,则 $X=q^2$,那么 RAPD 隐性等位基因频率可以由某位点的隐性个体比率来求得,公式是 $q=\sqrt{x}$,即可由缺少这条带的个体比率 X 开平方获得,而显性等位基因频率则 $=1-q=1-\sqrt{x}$ 。

根据 RAPD 各位点的基因型频率,应用下列公式计算香农指数 H,从而估算种群内及种群间的遗传距离。

$$H=-\sum p_i \log_2 p_i$$

P_i 是第 i 条扩增产物的出现频率,即 RAPD 表型频率,因此 H 也称为表型多样性指数。

1.4 遗传分化

表型多样性指数 H 可分解为 2 种水平的多样性: H_{pop} 和 H_{sp} 。 H_{pop} 是种群内平均多样性的测度, H_{sp} 是种群内总的多样性。种群间的多样性则为 $H_{sp}-H_{pop}$ 。种群内的多样性占总变异的比率是 H_{pop}/H_{sp} , 种群间占总多样性的比率为 $(H_{sp}-H_{pop})/H_{sp}$ 。

1.5 统计分析

多态位点率先反正弦平方根转换后进行显著性分析,显著性分析采用 Duncan 新复极差法。

2 结果

2.1 RAPD 扩增结果

引物 a11、a12、a15、b5、b7、b11、b13、b14、b18、b19、b20 可扩增总位点数(亮带数)分别是 8(6)、12(8)、6(4)、10(9)、8(8)、10(8)、18(13)、12(10)、14(10)、12(12)、11(11)个,共 121 个位点,其中扩增强度较高的位点(即亮带)为 99 个。在这些引物中仅有 2 个引物(a11 和 b7)在所有飞蝗个体中可分别获得 1 和 2 条单态位点,单态位点占总位点数的 2.48%,其他引物则全部获得多态位点,占总位点数的 97.52%。每飞蝗个体用所有引物扩增获得的位点数在 53~76 个之间变化,平均为 64.71 个。10 个引物扩增全部飞蝗个体共获得 6816 个位点,其中多态位点为 6486 个,占总数的 95.16%。从获得的多态位点比例和所有个体获得的多态位点比例间接说明飞蝗地理种群有较高的遗传多样性。用引物 a11 对海南和哈密两个种群部分个体的扩增结果如图 1,所有种群的所有个体都存在 1 个单态位点(图中如剪头所示),大小约 1.1kb,其它位点都是多态的。

2.2 多态位点率的变化

用 10 个引物对 11 个飞蝗地理种群进行多态位点率的计算见表 1。从表中可以看出,不同引物对不同地理种群扩增所得到的多态位点率变化较大,为 0.92%~100.00%。只有引物 b20 对河南遂平种群检测的多态位点率最少,为 0.92%,其他引物检测的多态位点率都

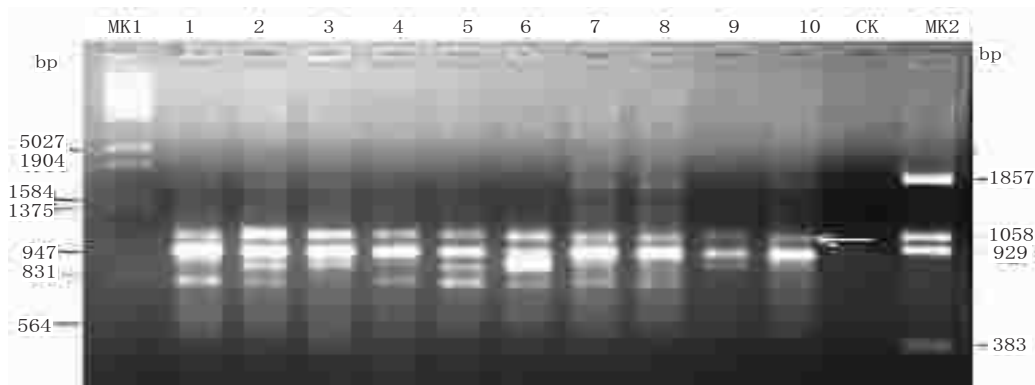


图 1 引物 a11 对海南(道 1-6)和哈密(道 7-10)个体扩增的结果

MK1、MK2 分别是 λ DNA/HindIII+EcoRI、PBR322/BstNI。道 1-6,7-10 分别是海南、哈密种群的个体扩增结果;CK 为阴性对照。剪头所指条带为所有个体的单态位点。

表 1 各引物检测的不同地理种群的多态位点数

引物	新疆艾比湖	新疆博湖	内蒙古巴盟	海南三亚	西藏拉萨	新疆哈密	河南遂平
a11	48 (82.76)	23 (36.51)	41 (67.21)	13 (20.63)	29 (42.03)	19 (32.20)	39 (66.10)
a12	46 (100.00)	61 (100.00)	58 (100.00)	41 (57.75)	64 (86.49)	39 (100.00)	42 (67.74)
a15	30 (100.00)	31 (100.00)	21 (67.74)	26 (100.00)	19 (65.52)	30 (100.00)	16 (61.53)
b05	38 (64.41)	49 (71.01)	48 (68.57)	71 (100.00)	45 (60.00)	52 (83.87)	68 (87.18)
b07	37 (64.91)	19 (32.20)	20 (40.00)	16 (34.78)	26 (46.43)	21 (51.22)	20 (40.00)
b11	39 (66.10)	30 (50.00)	50 (83.33)	43 (81.13)	49 (83.05)	34 (53.13)	47 (82.46)
b13	69 (76.67)	81 (100.00)	88 (89.80)	65 (76.47)	41 (57.75)	65 (76.47)	63 (75.90)
b14	59 (100.00)	36 (54.55)	30 (50.00)	58 (74.36)	35 (63.64)	39 (56.52)	43 (59.15)
b19	42 (51.22)	41 (50.62)	59 (66.29)	40 (57.14)	33 (45.21)	55 (64.71)	45 (60.00)
b20	42 (67.74)	37 (55.22)	30 (50.00)	48 (70.59)	39 (56.52)	47 (54.02)	1 (0.92)
各种群平均多态位点率 / %	77.38 ± 17.62aA	65.01 ± 26.32aA	68.29 ± 18.77aA	67.29 ± 25.61aA	60.66 ± 14.96aA	67.21 ± 22.33aA	60.10 ± 24.69aA
各种群多态位点总数	450	408	445	421	380	401	384
各种群位点总数	602	638	637	631	630	621	671

引物	西藏日喀则	江苏铜山	天津北大港	江苏洪泽湖	各引物平均多态位点率 / %	各引物多态位点总数	各引物位点总数
a11	19 (27.54)	23 (31.51)	27 (47.37)	30 (50.00)	45.81 ± 18.37cdD	311	691
a12	44 (68.75)	51 (83.61)	60 (100.00)	59 (100.00)	87.67 ± 15.32aA	565	655
a15	14 (58.30)	17 (63.00)	10 (50.00)	10 (50.00)	74.19 ± 20.20bABC	224	294
b05	62 (86.11)	35 (46.67)	44 (68.75)	54 (84.38)	74.63 ± 14.45bABC	566	759
b07	28 (48.28)	21 (41.18)	19 (48.72)	19 (48.72)	45.13 ± 8.57dD	246	546
b11	63 (100.00)	46 (100.00)	43 (81.13)	26 (46.43)	75.16 ± 17.87abAB	470	630
b13	38 (55.88)	59 (74.68)	35 (46.67)	45 (60.00)	71.84 ± 14.87bABC	649	890
b14	53 (84.13)	41 (57.75)	33 (52.38)	39 (56.52)	64.45 ± 14.77bcBCD	466	725
b19	34 (45.95)	43 (51.81)	35 (46.67)	36 (47.37)	53.36 ± 7.20cdCD	463	863
b20	55 (84.62)	37 (55.52)	30 (50.00)	29 (58.19)	54.85 ± 19.70cdCD	395	763
各种群平均多态位点率 / %	65.96 ± 22.61aA	60.57 ± 20.59aA	59.17 ± 18.31aA	60.16 ± 17.89aA			
各种群多态位点总数	410	373	336	347			
各种群位点总数	620	633	566	567			

注:括号内的数字是多态位点所占总带数的百分率。平均数后的大、小写字母分别代表 0.01 和 0.05 下的显著性,下表同。

在 20%以上。所有引物的平均多态位点率为 45.13%~87.67%，其中引物 a12 的多态位点率最高，与引物

b07、b14、b19、b20 差异极显著 ($P < 0.01$)。引物 b7 的多态位点率最低，除与 a11、b19、b20 的差异不显著外，与

其他引物之间都存在显著差异 ($P<0.05$)。

各地理种群的平均多态位点率为 59.17%~77.38%，其中多态位点率最高的是艾比湖种群，最小的是天津北大港种群，但各种群之间的平均位点多态率无显著差异 ($P<0.05$)。各种群平均多态位点率由大到小的顺序是：艾比湖种群 > 巴盟种群 > 三亚种群 > 哈密种群 > 日喀则种群 > 博湖种群 > 拉萨种群 > 铜山种群 > 洪泽湖种群 > 遂平种群 > 天津北大港种群。

2.3 不同地理种群的香农指数

用香农指数计算各地理种群的遗传多样性结果见表 2。从表中可看出，不同地理种群的平均香农指数在不同引物之间变化范围为 0~11.75。不同引物的平均香农指数存在明显差异，引物 b13 与其它引物之间的差

异都极显著 ($P<0.01$)；引物 a12、b05、b14、b11 和 b19 之间差异显著；引物 a11、a15、b07 之间差异不显著，但都与其它引物之间差异极显著 ($p<0.01$)。

飞蝗各不同地理种群之间的平均香农指数为 4.95~6.09，各种群之间无显著差异 ($p<0.05$)，其中分化最大的种群是巴盟种群，分化最小的是河南遂平种群。各种平均群香农指数由大到小的排列顺序是：内蒙巴盟种群 > 海南三亚种群 > 西藏日喀则种群 > 新疆艾比湖种群 > 新疆哈密种群 > 新疆博湖种群 > 江苏铜山种群 > 西藏拉萨种群 > 天津北大港种群 > 江苏洪泽湖种群 > 河南遂平种群。此顺序与各种群多态位点率 (表 1) 相比有一定的差异，说明多态位点率和香农指数在说明种群遗传变异上有不同的结果。

表 2 各地理种群的香农指数

种群引物	新疆艾比湖	新疆博湖	内蒙古巴盟	海南三亚	西藏拉萨	新疆哈密
a11	5.32	2.89	4.57	2.23	3.56	3.30
a12	6.06	6.61	7.71	5.99	7.19	1.89
a15	4.37	3.38	1.99	3.11	2.64	3.90
b05	6.01	7.12	5.93	9.24	6.23	7.28
b07	3.47	2.77	3.37	2.17	2.96	2.92
b11	5.51	4.31	6.97	6.06	7.46	5.30
b13	11.25	11.13	11.75	9.67	6.92	10.32
b14	4.58	5.78	5.14	8.51	4.32	6.72
b19	6.04	6.33	8.47	5.61	5.14	6.98
b20	3.91	4.08	5.00	6.81	5.73	6.47
各种群的平均数	5.65±2.06aA	5.44±2.42 aA	6.09±2.64aA	5.94±2.61aA	5.22±1.69aA	5.51±2.41aA
种群引物	河南遂平	西藏日喀则	江苏铜山	天津北大港	江苏洪泽湖	各引物的平均数
a11	2.72	2.38	2.84	3.63	2.98	3.31±0.89 dD
a12	5.61	6.76	6.11	8.03	7.80	6.34±1.61 bBC
a15	2.83	2.60	3.08	1.58	2.10	2.87±0.79 dD
b05	8.28	7.81	4.98	6.35	7.42	6.97±1.16 bB
b07	2.80	3.47	3.56	3.07	3.02	3.05±0.39 dD
b11	6.10	8.67	5.80	6.61	4.05	6.08±1.28 bcBC
b13	8.10	5.41	9.23	6.24	6.80	8.80±2.12 aA
b14	7.10	7.17	5.90	5.42	6.44	6.10±1.19 bcBC
b19	5.97	5.03	5.81	5.27	4.91	5.96±0.99 bcBC
b20	0.00	7.30	5.41	5.22	4.89	4.98±1.87 cC
各种群的平均数	4.95±2.59aA	5.66±2.13aA	5.27±1.76aA	5.14±1.80aA	5.04±1.91aA	

2.4 飞蝗种群的遗传分化

将香农指数分解为种群内和种群间两种水平的多样性计算飞蝗不同地理种群的遗传分化，结果见表 3。从表中可看出，在飞蝗种群内与种群间的遗传分化中，无论用那种引物计算所得到种群内的多样性都比种群间的要大。种群内的多样性在 2.87~8.80 之间变化，平均为 5.12，种群内的多样性占全部的 61.29%~81.09%，平均为 66.85%。而种群间的多样性一般在 0.78~3.48

之间变化，平均为 1.80，种群间的多样性占全部的 18.91~38.71%。说明飞蝗种群的大部分遗传变异都存在于各种群内部，而种群之间遗传分化只占总变异的较少比例，香农指数展示出飞蝗地理种群分化显著。

3 讨论

RAPD 条带有 4 种多态性：条带的有无；带亮度的强弱；片段长度多态性以及异质双链带 (heteroduplex band)^[17]。该文在统计分析 RAPD 多态位点率时仅以带

表 3 用香农指数计算的飞蝗不同地理种群的遗传分化

引物	种内多样性 Hsp	种群内多样性 Hpop	种群间多样性 Hbt	种群内多样性所占比率 (Hpop/Hsp) (%)	种群间多样性所占比率 (Hbt/Hsp) (%)
A11	5.24	3.31	1.93	63.17	36.83
A12	8.08	6.34	1.74	78.47	21.53
A15	3.65	2.87	0.78	78.63	21.37
b05	9.17	6.97	2.20	75.97	24.03
b07	4.36	3.05	1.31	70.01	29.99
b11	7.49	6.08	1.42	81.09	18.91
b13	12.28	8.80	3.48	71.68	28.32
b14	8.05	6.10	1.95	75.81	24.19
b19	7.89	5.96	1.93	75.55	24.45
b20	8.13	4.98	3.15	61.29	38.71
平均数	6.91±2.39	5.12±1.75	1.80±0.81	66.85±5.61	23.15±5.61

的有无来计算,对其它 RAPD 多态性的种类都没考虑在内,这些多态性信息损失会给分析结果带来一定的误差,因此使用 RAPD 的研究中还需进一步对其他类型的多态性进行分析研究。在分析种群间遗传关系时,为获得可靠结果仅统计亮带和较亮的带进行统计分析^[11-12],而一些弱带则排除在外,实际上在重复验证实验中绝大多数弱带也是可重复的^[11],因此该文使用包括弱带在内的数据进行分析,这样分析的遗传多样性比仅使用亮带的要高,数据结果可能更接近与实际情况。

尽管香农信息指数和多态位点率被大量地用于生态学多样性研究中,都可反映多样性高低,但香农指数可把种群总变异分成种群内和种群间的变异,而多态位点率只能反映种群多样性大小。两指标反映多样性深度是不同的。多态位点率只反映多样性的表面现象,而香农指数则在一定程度上更深层次地反映多样性的某些本质特性。该文中各种群平均多态位点率和香农指数排列顺序不同,也说明两者反映的种群遗传多样性有所不同。

目前,对昆虫 RAPD 数据分析常常得出种群间的遗传距离^[11-13],仅仅显示的是相对差异,而不能直接反映种群各自的遗传多样性的高低,而香农指数可以直观地反映各种群遗传多样性大小,从而可判断各种群遗传多样性的丰富程度,并可与其他生物类群进行直接比较。通过分析发现飞蝗各地理种群的香农指数在 4.95~6.09 之间变化,而香农指数一般在 1.5~3.5 之间变化,很少超过 4.5^[18],飞蝗种群有如此之高的香农指数,说明飞蝗各种群的遗传多样性极高。飞蝗种群为什么会有如此之高的遗传多样性?众所周知,飞蝗在一定条件下可以进行长距离迁飞,打破种群间的空间隔离限制,使空间隔离种群基因流的作用降低。迁入种群和土著种群交配可使两种群间进行基因交流,两者的遗传

差异也有所降低,但由于土著种群被加入新的基因成份,无疑会使种群内的遗传多样性增加,该研究结果给此推测提供了佐证,飞蝗的迁飞可能是导致飞蝗种群遗传多样性较高的主要原因之一。飞蝗种群有如此之高的遗传多样性,因而应具有很大的适应环境能力,飞蝗发生持久性和爆发成灾的遗传基础依然很雄厚,特别是在当今全球气候环境变化的情况下,给农业生产带来的压力依然巨大,因此对飞蝗种群的动态监测仍然是今后飞蝗防治工作中的重点之一。

在 RAPD 的数据分析中,Chalmer 等^[15]首次用香农信息指数来进行毒鼠豆种群内和种群间遗传变异的分析,发现绝大多数变异都存在于在种群间,而种群内的变异所占比例比种群间的要低,其结果与该研究结果相反,原因是毒鼠豆属同亲繁殖,而飞蝗为远系繁殖。

尽管香农指数是生态学家普遍接受并被大量使用,但生态学家对用香农指数衡量多样性的合理性也存在不同看法^[19]。同时 RAPD 是显性标记,不能确定位点是否纯合的还是杂合的,因此要首先假定位点基因型是处于 Hardy-Weinberg 平衡,这样可用隐性位点的频率来计算显性和隐性基因型的频率从而计算香农信息指数,但是实际上显性遗传标记获得位点并不是都处于 Hardy-Weinberg 平衡,因此对自然种群进行 Hardy-Weinberg 平衡假定并不是对所有显性位点都是适宜的²⁰。飞蝗种群分化大部分都存在于种群内部,而种群之间占较少比例,此结果与 AMOVA 分解结果^[2]相类似,说明应用香农指数来分析飞蝗种群的遗传多样性是可靠的,同时也间接说明飞蝗 RAPD 多数位点可能处于 Hardy-Weinberg 平衡。

4 结论

4.1 多态位点率揭示的中国飞蝗地理种群的多样性

多态位点率可以展现出中国飞蝗不同地理种群遗

传多样性的差异。不同引物扩增获得的平均多态位点率之间差异从不显著到极显著变化;但对各种群之间差异不显著 ($P < 0.05$)。

4.2 香农指数揭示的中国飞蝗地理种群的多样性

飞蝗各种群的平均香农指数都很高,香农指数也可展现出飞蝗地理种群的遗传多样性。部分引物之间的平均香农指数存在显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 的差异,但飞蝗各种群之间的平均香农指数都没显著差异 ($P < 0.05$)。香农指数揭示出大部分变异存在于飞蝗种群内,跟其他分析方法的结果类似。

笔者用生态学多样性分析中大量应用的两个参数对中国飞蝗地理种群的 RAPD 共显性标记数据进行分析,结果表明这两参数是适合用来分析飞蝗等昆虫的共显性标记数据,以从不同角度展示飞蝗种群的生物多样性高低。

参考文献

- [1] 郭郭,陈永林,卢宝康.中国飞蝗生物学[M].济南:山东科学技术出版社.1989:1-24
- [2] 陈永林. 中国的飞蝗研究及其治理的主要成就 [J]. 昆虫知识, 2000,37(1):50-59.
- [3] 李春选,马恩波.飞蝗研究进展[J].昆虫知识,2003,40:24-30.
- [4] Loxdale H D, Lushai G. Molecular markers in entomology [J]. Bull Entomol Res, 1998,88:577-600.
- [5] Li C X, Ma E B, Guo Y P. Studies on the genetic differentiation of two populations of oriental migratory *Locusta migratoria manilensis* in China [J]. Acta Genetica Sinica, 2003,30(11):1027-1033.
- [6] Zheng X Y, Duan Y H, Li C X, Ma E B. Comparative allozyme analysis of oriental migratory locust *Locusta migratoria manilensis* from two breeding areas in North China [J]. Acta Genetica Sinica, 2002,29(11):966-971.
- [7] Li C X, Ma E B, Zheng X Y, Guo Y P. Genetic structure of four geographic populations of *Locustoria manilensis* in China [J]. Acta Entomologica Sinica, 2004,47(1):73-79.
- [8] 张德兴,闫路娜,康乐,等.对中国飞蝗种下阶元划分和历史演化过程的几点看法[J].动物学报,2003,49:675-681.
- [9] 张民照.飞蝗不同地理种群遗传多样性研究[J].昆虫知识,2008,(印刷中)
- [10] 张民照,王进忠,孙淑玲,等.昆虫学 RAPD 的应用现状[J].北京农学院学报,2006,21(2):70-75.
- [11] 张民照,康乐.飞蝗总 DNA 的抽提及其 RAPD 分析条件的摸索[J].动物学研究,2001,22:20-26.
- [12] Zhang M Z, Kang L. Genetic divergence among geographical populations of the migratory locust in China [J]. Sci China C Life Sci, 2005,48(6):551-564.
- [13] 任俐,张建珍,李春选,等.飞蝗五个自然种群的遗传分化研究[J].山西大学学报(自然科学版),2005,28(4):415-420.
- [14] Lewontin R C. The apportionment of human diversity [J]. Evol Biol, 1973,6:381-398.
- [15] Chalmer K J, Waugh R, Sprent J I, et al. Detection of genetic variation between and within populations of *Gliricidia sepium* and *G. maculata* using RAPD markers [J]. Herd, 1992, 69:465-472.
- [16] 汪小全,邹喻苹,张大明,等.RAPD 应用于遗传多样性和系统学研究中的问题[J].植物学报,1996,38(12):954-962.
- [17] Hunt G J, Page R E Jr. Patterns of inheritance with RAPD molecular markers reveal novel types of polymorphism in the honey bee [J]. Theor Appl Genet, 85:15-20.
- [18] Magurran A E. Ecological diversity and its measurement [M]. New Jersey: Princeton University Press, 1988:34-59.
- [19] 吴坤君,龚佩瑜,盛承发.昆虫多样性参数的测定和表达[J].昆虫知识,2005,42(3):338-340.
- [20] Yan G, Romero-Severson J, Walton M, Chadee D D, Severson D W. Population genetics of the yellow fever mosquito in Trinidad: comparisons of amplified fragment length polymorphism (AFLP) and restriction fragment length polymorphism (RFLP) markers. Mol Ecol, 1999,8:951-963.