

基于 18S rDNA 的全变态类昆虫系统发育分析

任国栋, 宁靖

河北大学生命科学学院, 河北保定 071002

摘要 为了揭示全变态类昆虫的系统发育关系, 选择准新翅群 3 目 3 种昆虫作为外群, 基于 18S rDNA 序列对全变态类 11 个目 21 科 21 种昆虫的系统发育关系进行研究。通过对 18S rDNA 序列进行多重序列比对, 用似然比检验进行碱基替代模型的选择, 分别利用 ML 法和贝叶斯法构建系统发育树。结果表明, 全变态类昆虫聚为 3 个分支: 双翅目+捻翅目、鞘翅目+(广翅目+(蛇蛉目+脉翅目)) 和膜翅目+(蚤目+长翅目)+(鳞翅目+毛翅目)。长翅类的单系性未得到支持。

关键词 系统发育; 全变态类; 内生翅类; 18S rDNA; 分子系统树

中图分类号 Q969.2

文献标识码 A

doi 10.3981/j.issn.1000-7857.2011.22.003

Molecular Phylogenetic Analysis of Holometabola Based on 18S rDNA

REN Guodong, NING Jing

College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, Hebei Province, China

Abstract In order to reveal the phylogenetic relationships of Holometabola, the fragments of 18S rDNA gene of 21 species in 21 families of 11 orders from Holometabola and 3 species in 3 orders from Paraneoptera as outgroups are used in the current analysis. After the alignment of the sequences, the likelihood ratio test is carried out to find the best model of nucleotide substitution fitting the data obtained from the alignment. The molecular phylogenetic trees are reconstructed with ML and Bayesian methods. The hierarchical likelihood ratio test is used to analyze the dataset. The result suggests a division into three large clades comprising Diptera+Strepsiptera, Coleoptera+(Megaloptera+(Raphidioptera+Neuroptera)) and Hymenoptera+(Siphonaptera+Mecoptera)+(Lepidoptera+Trichoptera) in the cladogram of Endopterygota. Mecoptera is not a monophyly.

Keywords phylogeny; Holometabola; Endopterygota; 18S rDNA; molecular phylogenetic tree

0 引言

全变态类 Holometabola(=内生翅类 Endopterygota)包括 11 个目, 是昆虫纲种类最丰富的类群, 包括化石种在内, 全球已描述约 850000 种^[1]。全变态类昆虫丰富的物种多样性为学术界研究生物进化提供了丰富的材料, 同时也吸引了众多分类学家对其系统发育关系进行研究。迄今为止, 仍有一些类群的分类关系没有得到较好解决, 如捻翅目的归属问题等。近年来, 随着分子系统学研究的深入, 关于全变态类昆虫系统发育关系又出现了新的争议^[2]。

关于全变态类昆虫各目之间的系统发育关系, 主要有以下 3 种观点^[3]: (1) 现生全变态类各目形成了两大分支: 鞘翅

目(Coleoptera)[+捻翅目(Strepsiptera)?]+脉翅目(Neuropterida)和膜翅目(Hymenoptera)+(Antliophora)[=长翅类(Mecoptera)=长翅目(Mecoptera)+蚤目(Siphonaptera)+双翅目(Diptera)(+捻翅目?)]+被翅总目(Amphiesmenoptera)[=毛翅目(Trichoptera)+鳞翅目(Lepidoptera)]; (2) 膜翅目与其他类群形成姐妹群, 鞘翅目与脉翅亚群+长翅亚群为姐妹群关系^[4]; (3) 除长翅目和鞘翅目外, 其他目的单系性得到了进一步确认, 双翅目+捻翅目、被翅总目(Amphiesmenoptera)和脉翅亚群(Neuropterida)的单系性也得到了证实。吸吻类(Antliophora)(包括捻翅目)和长翅亚群成为了并系群^[5]。

此外, Kjer^[6]基于 18S rRNA 研究提出了全变态类各类群

收稿日期: 2011-04-21; 修回日期: 2011-07-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(30630010)

作者简介: 任国栋, 教授, 研究方向为昆虫学, 电子信箱: gdren@hbu.edu.cn

表 2 等级似然比检验给出的模型参数

Table 2 Parameter estimates for nucleotide substitution model in hierarchical likelihood ratio test (hLRT)

$-\ln L$	$f(A)$	$f(C)$	$f(G)$	$f(T)$	I	G
9675.8418	0.2955	0.2053	0.2382	0.2610	0.2229	0.5869
$R(a)$ [A-C]	$R(b)$ [A-G]	$R(c)$ [A-T]	$R(d)$ [C-G]	$R(e)$ [C-T]	$R(f)$ [G-T]	
1.0000	2.4082	1.0000	1.0000	4.5624	1.0000	

2.3 系统发育树

本文使用 2 种方法(ML 和贝叶斯法)所构建的全变态类昆虫系统发育关系树; 贝叶斯分析的 PSRF (Potential Scale Reduction Factor)值为 1.010, 接近 1.0, 说明分析较彻底, 结果较可靠。从 ML 法得到的图 1(a)看, 全变态昆虫可分为 2 大分支: (捻翅目+双翅目)+(鳞翅目+毛翅目)和((蚤目+长翅

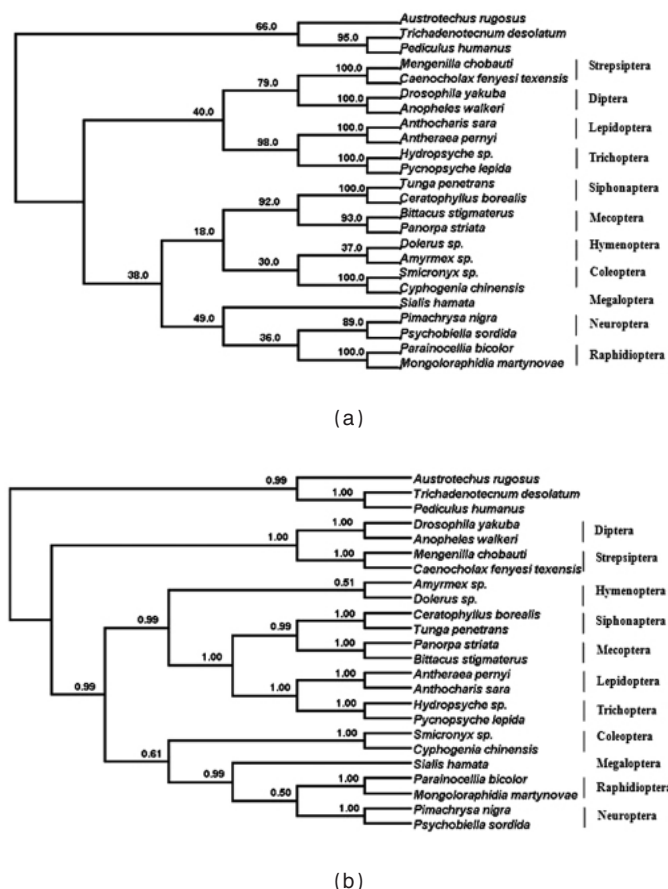


图 1 基于 18S rRNA 基因序列构建的 ML 树 (a) 和贝叶斯树 (b)
Fig. 1 Maximum likelihood tree resulting (a) and the Bayesian tree resulting (b) from analysis of the 18S rRNA gene sequences

注:图(a)中数字为 100 次自展检验置信值,图(b)中数字为后验概率。
Notes: Numbers on nodes correspond to the percentage bootstrap values for 100 replicates in figure (a); numbers on nodes correspond to posterior probability values in figure (b).

目)+(膜翅目+鞘翅目)))+(广翅目+(脉翅目+蛇蛉目)), 但该树基部分支置信度不高;而贝叶斯树结果较好,各分支支持率较高,由贝叶斯法得到的图 1(b)可将全变态类昆虫分为 3 个分支:(1) 双翅目+捻翅目;(2) 鞘翅目+(广翅目+(蛇蛉目+脉翅目));(3) 膜翅目+(蚤目+长翅目)+(鳞翅目+毛翅目)。综上所述,本文依据贝叶斯树的结果进行分析。

3 讨论

双翅目+捻翅目分支:Boudreaux 曾依据形态相似性(包括口器类型、成虫形态等)和生境特殊性等特点认为双翅目和蚤目是一对姐妹群,但这一观点目前已不再使用;对于捻翅目,历史上许多学者曾认为它是鞘翅目的一部分或者是鞘翅目的姐妹群^[1]。近 10 多年的分子生物学研究证据表明,双翅目与捻翅目是姐妹群^[3],双翅目与捻翅目构成了一个单系群,称为衡翅类(Halteria)^[5]。本文结果支持这一观点。根据袁锋等提出的简明分类系统,长翅总目(Mecopterodea)包括((衡翅类(Halteria)+长翅目(Mecoptera))+蚤目(Siphonaptera))+ (毛翅目(Trichoptera)+鳞翅目(Lepidoptera)),它们共同的形态特征是:缺乏产卵器,有后基片 meron,幼虫下颚茎节分裂^[2]。而本文的结果显示,长翅类并没有聚在一起。衡翅类(双翅目+捻翅目)与其余的长翅类分开了,这一现象有待进一步研究。

鞘翅目+(广翅目+(蛇蛉目+脉翅目))分支;目前,大多数学者认为鞘翅目与脉翅类亲缘关系最近,主要依据它们的共同衍征:成虫都具外咽缝;前翅扩大的前缘区(鞘翅为肩角和缘折区);具有相同的产卵器形式;幼虫具有类似的侧单眼构造^[3]。分子学证据多支持鞘翅目与脉翅类的姐妹群关系^[6,23-24]。但同时也有观点提出鞘翅目并非单系,只是部分鞘翅目与脉翅类为姐妹群关系^[5,25]。关于脉翅总目3个目之间的关系,有两种观点:(1)蛇蛉目+(脉翅目+广翅目)^[13,26]; (2)脉翅目+(蛇蛉目+广翅目)^[27-28]。本文不支持这两种观点,而是生成了蛇蛉目+脉翅目分支。但从图1结果来看,蛇蛉目+脉翅目分支的后验概率仅为0.50,支持度不高,故而这一结果仍有待商讨。脉翅总目的单系性在图中得到了很好的体现。

膜翅目)+(蚤目+长翅目)+(鳞翅目+毛翅目)分支:膜翅目是一个公认的自然类群,即单系群。在图 4 中,它与长翅类[(蚤目+长翅目)+(鳞翅目+毛翅目)]形成姐妹群。Boudreaux 曾提出膜翅目与 Neuropterida+Mecopterida 形成姐妹群关系,

而近年来形态学和分子证据都表明膜翅目与长翅类组成姐妹群关系^[3,15,29]。对于蚤目+长翅目, Kristensen^[30]指出它们可能是姐妹群。这一观点也得到了 18S rDNA 分子证据的支持^[5,29]。Whiting^[5]基于 18S rDNA 证据提出的全变态昆虫系统发育关系表明, 鳞翅目与毛翅目是姐妹群, 共同构成被翅总目 (Amphiesmenoptera)。本文结果与该观点一致。

4 结论

综上所述, 本文通过对全变态昆虫代表种的 18S rDNA 序列进行多重序列比对, 用似然比检验进行碱基替代模型的选择, 分别利用 ML 法和贝叶斯法构建系统发育树。结果表明, 全变态类昆虫聚为 3 个分支: 双翅目+捻翅目、鞘翅目+(广翅目+(蛇蛉目+脉翅目)) 和膜翅目+(蚤目+长翅目)+(鳞翅目+毛翅目)。支持衡翅类观点, 而长翅类的单系性未得到支持。

参考文献 (Reference)

- [1] Grimaldi D, Engel M S. The evolution of the insects [M]. New York, Melbourne, Madrid, Cape Town, Singapore, São Paulo: Cambridge University Press, 2005.
- [2] Beutel R G, Pohl H. Endopterygote systematics—where do we stand and what is the goal (Hexapoda, Arthropoda)?[J]. *Syst Entomol*, 2006, 31(2), 202–219.
- [3] 尹文英, 宋大祥, 杨星科. 六足动物(昆虫)系统发生的研究[M]. 北京: 科学出版社, 2008: 143–238.
Yin Wenying, Song Daxiang, Yang Xingke. Research on phylogeny of hexapoda[M]. Beijing: Science Press, 2008: 143–238.
- [4] Kukulová–Peck J, Lawrence J F. Relationships among coleopteran suborders and major endoneopteran lineages: Evidence from hind wing characters[J]. *Eur J Entomol*, 2004, 101(1): 95–144.
- [5] Whiting M F. Phylogeny of the holometabolous insect orders: Molecular evidence[J]. *Zool Scr*, 2002, 31(1): 3–15.
- [6] Kjer K M. Aligned 18S and insect phylogeny [J]. *Syst Biol*, 2004, 53(3): 506–514.
- [7] Ogden T H, Whiting M F, Wheeler W C. Poor taxon sampling, poor character sampling, and non-repeatable analyses of a contrived dataset do not provide a more credible estimate of insect phylogeny: A reply to Kjer[J]. *Cladistics*, 2005, 21(3): 295–302.
- [8] 王瑛, 陈晓峰, 刘伟, 等. 棉铃虫 18S 核糖体 RNA 基因的序列分析及其分子系统学[J]. 昆虫学报, 1999, 42(3): 241–247.
Wang Ying, Chen Xiaofeng, Liu Wei, et al. *Acta Entomol Sin*, 1999, 42(3): 241–247.
- [9] 栾云霞, 岳巧云, 谢荣栋, 等. 从核糖体 RNA 基因序列探讨双尾虫的系统进化[J]. 中国科学: C 辑, 2002, 32(6): 535–543.
Luan Yunxia, Yue Qiaoyun, Xie Rongdong, et al. *Sci China: Ser C*, 2002, 32(6): 535–543.
- [10] 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[J]. 昆虫学报, 2005, 48(2): 232–241.
Liu Dianfeng, Jiang Guofang. *Acta Entomol Sin*, 2005, 48(2): 232–241.
- [11] 李红梅, 邓日强, 王珣章. 基于 18 S rDNA 序列的蜡次目 (半翅目: 异翅亚目) 系统发育关系[J]. 动物学研究, 2006, 27(3): 307–316.
Li Hongmei, Deng Riqiang, Wang Xunzhang. *Zool Res*, 2006, 27(3): 307–316.
- [12] 沙忠利, 朱朝东, Murphy R W, 等. 基于 18S 基因序列的姬小蜂分子系统发育[J]. 动物学报, 2006, 52(2): 288–301.
Sha Zhongli, Zhu Chaodong, Murphy R W, et al. *Acta Zool Sin*, 2006, 52(2): 288–301.
- [13] Haring E, Aspöck U. Phylogeny of the Neuropterida: A first molecular approach[J]. *Syst Entomol*, 2004, 29(3): 415–430.
- [14] 黄大卫. 支序系统学概论[M]. 北京: 中国农业出版社, 1996: 42–45.
Huang Dawei. Introduction of cladistics [M]. Beijing: China Agricultural Press, 1996: 42–45.
- [15] Wheeler W. Homology and the optimization of DNA sequence data[J]. *Cladistics*, 2001, 17(1): S3–S11.
- [16] Klass K D, Picker M D, Damgaard J, et al. The taxonomy, genitalic morphology and phylogenetic relationships of Southern African Mantophasmatodea (Insecta)[J]. *Entomol Abh*, 2003, 61(1): 3–67.
- [17] Gullan P J, Craston P S. The insects: An outline of entomology [M]. 3rd ed. USA: Blackwell Publishing Ltd, 2005: 505.
- [18] Thompson J D, Gibson T J, Plewniak F, et al. The CLUSTAL X windows interface: Flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools[J]. *Nucl Acids Res*, 1997, 25(24): 4876–4882.
- [19] Kumar S, Tamura K, Jakobsen I, et al. MEGA2: Molecular evolutionary genetics analysis software[J]. *Bioinformatics*, 2001, 17(12): 1244–1245.
- [20] Posada D, Crandall K A. MODELTEST, testing the model of DNA substitution[J]. *Bioinformatics*, 1998, 14(9): 817–818.
- [21] Swofford D L. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), 4.0 beta[M]. Sunderland: MA, Sinauer Associates, 2002.
- [22] Huelsenbeck J P, Ronquist F, Nielsen R, et al. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology[J]. *Science*, 2001, 294(8): 2310–2314.
- [23] 袁锋, 袁向群. 六足总纲系统发育研究进展与新分类系统[J]. 昆虫分类学报, 2006, 28(1): 1–12.
Yuan Feng, Yuan Xiangqun. *Entomotaxonomia*, 2006, 28(1): 1–12.
- [24] Carmean D, Kimsey L S, Berbee M L. 18S rDNA sequences and holometabolous insects[J]. *Mol Phyl Evol*, 1992, 1(4): 270–278.
- [25] Chalwatzis N, Bauf J, Peer Y V D, et al. 18S ribosomal RNA genes of insects: Primary structure of the genes and molecular phylogeny of the Holometabola[J]. *Ann Entomol Soc Amer*, 1996, 89(6): 788–803.
- [26] Caterino M S, Shull V L, Hammond P M, et al. Basal relationships of Coleoptera inferred from 18S rDNA sequences[J]. *Zool Scr*, 2002, 31(1): 41–49.
- [27] Boudreaux H B. Arthropod Phylogeny [M]. New York, Chichester, Brisbane, Toronto: John Wiley & Sons, 1979.
- [28] Hennig W. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen system der Insecten[J]. *Beitr Ent*, 1953, 3: 1–85.
- [29] Afzelius B A, Dallai R. Spermatozoa of Megaloptera and Raphidioptera (Insecta, Neuropteroidea) [J]. *J Ultrastr Mol Struct Res*, 1988, 101(2–3): 185–191.
- [30] Kristensen N P. Phylogeny of extant hexapods [M]/Naumann I D, Carne P B. Insects of Australia, Vol 1. Melbourne: Melbourne University Press, 1991: 125–140.

(责任编辑 吴晓丽)