

昆虫隐存种的鉴定方法及其在有害生物防控 与物种保护中的应用



王茗毅^{1,2} 毛锐锐² 周昊^{2,3} 张楚格^{2,4,5} 魏淑花⁶ 张锋¹ 欧阳芳^{2*}

(1. 河北大学生命科学学院, 保定 071002; 2. 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; 3. 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049; 4. 福建农林大学安溪茶学院, 泉州 362406; 5. 福建农林大学植物保护学院, 闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室, 福州 350002; 6. 宁夏农林科学院植物保护研究所, 银川 750002)

摘要: 昆虫中存在很多外部形态高度相似但具生殖隔离的隐存种, 这给物种分类和相关研究带来更多挑战。目前, 关于昆虫隐存种的研究日益受到关注。该文基于筛选出的368篇中文文献对昆虫隐存种的鉴定方法及其潜在研究价值和应用领域进行系统总结, 发现自2003年DNA条形码技术提出以来, 关于昆虫隐存种分类的研究迅速增加, 已有鉴定方法可概括为4类, 分别为分子分类(298篇, 80.98%)、生态分类(191篇, 51.90%)、生化分类(4篇, 1.09%)和细胞分类(4篇, 1.09%)。基于单一分类方法的研究最多(241篇, 65.49%), 其中分子分类的使用最多(172篇, 46.74%), 其次是生态分类(64篇, 17.39%); 基于2种分类方法的研究次之(125篇, 33.97%), 其中分子分类与生态分类的联合使用最多(124篇, 33.70%); 采取3种及以上分类方法的研究较少(2篇, 0.54%)。目前, 昆虫隐存种鉴定研究主要应用于农业病虫害防治(262篇, 71.20%)、物种多样性评估(74篇, 20.11%)、疾病防控(27篇, 7.34%)和生境保护(6篇, 1.63%)等领域。开展昆虫隐存种的研究有利于促进有害生物防控和物种保护, 建议未来将整合分类学评估体系纳入到昆虫隐存种研究中并在分类实践中探讨隐存种演化机制。
关键词: 昆虫纲; 隐存种; 整合分类学; 生物多样性保护

Identification techniques for cryptic insect species and their applications in pest control and biodiversity conservation

Wang Mingyi^{1,2} Mao Ruirui² Zhou Hao^{2,3} Zhang Chuge^{2,4,5} Wei Shuhua⁶ Zhang Feng¹ Ouyang Fang^{2*}

(1. College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, Hebei Province, China; 2. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents in Agriculture, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 3. College of Biological Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. Anxi College of Tea Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Quanzhou 362406, Fujian Province, China; 5. The State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops, College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian Province, China; 6. Institute of Plant Protection, Ningxia Academy of Agricultural Sciences, Yinchuan 750002, Ningxia Hui Autonomous Region, China)

Abstract: Cryptic species within insects, which are morphologically similar but reproductively isolated, pose significant challenges to species identification and related research. Increasing attention has been directed towards the study of cryptic insect species. Based on a review of 368 selected Chinese litera-

基金项目: “十四五”农业高质量发展和生态保护科技创新示范项目(NGSB-2021-15-04), 北京市自然科学基金(5232018), 国家林业和草原局-中国科学院国家公园研究院研究专项(KFJ-STZ-ZDTP-2022-001)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: ouyangf@ioz.ac.cn

收稿日期: 2023-11-24

ture sources, this paper comprehensively summarizes identification methods of cryptic insect species, along with their potential applications. Since the introduction of DNA barcoding technology in 2003, research on the taxonomy of cryptic insect species has notably escalated. At present, four primary taxonomic methods are utilized: molecular taxonomy (298 papers, 80.98%), ecological taxonomy (191 papers, 51.90%), biochemical taxonomy (four papers, 1.09%), and cytological taxonomy (four papers, 1.09%). The majority of have relied on a single taxonomic method (241 papers, 65.49%), with molecular taxonomy being the most prevalent (172 papers, 46.74%), followed by ecological taxonomy (64 papers, 17.39%). Additionally, a substantial number of studies have employed a combination of two taxonomic methods simultaneously (125 papers, 33.97%), with molecular and ecological taxonomy being the most commonly used (124 papers, 33.70%). Fewer studies have integrated three or more taxonomic methods (two papers, 0.54%). Applications of cryptic insect species identification included agricultural pest control (262 papers, 71.20%), species diversity assessment (74 papers, 20.11%), disease prevention and control (27 papers, 7.34%), and habitat protection (six papers, 1.63%). The exploration of cryptic insect species enhances understanding for effective pest control and species conservation efforts. This study advocates for the integration of a comprehensive taxonomic evaluation system in the future research on cryptic insect species, aiming to elucidate their evolutionary mechanism in taxonomic practices.

Key words: Insecta; cryptic species; integrative taxonomy; biodiversity protection

昆虫属于动物界节肢动物门昆虫纲,已知物种多达100多万种(张小斌等,2005)。过去其分类主要依赖于形态分类(吴宏华,2014)。随着分子生物学技术的不断发展,学者们发现通过形态特征并不能完全准确地反映物种之间的真实关系,即便被划分为同一个形态种,但经过谱系遗传分析可能显示为多个种(陈睿等,2013)。因此,很多学者将外部形态相似但遗传特征存在明显差异的物种定义为隐存种(Hebert et al., 2003)。然而,目前关于隐存种的定义仍存在一些争议。

隐存种的定义取决于物种的定义(De Queiroz, 2007; 徐伟和车静, 2019)。而物种定义的标准难以统一,由于专业知识、认知视角的不同,不同领域的研究者会给出不同的概念(De Queiroz, 2007; 李琪等, 2014; 张德兴, 2016),如形态种概念、系统发育种概念和生物学种概念等。而一个与分类实践中各种情况都能匹配协调的物种概念很难被定义(张德兴, 2016)。正如隐存种形态相似、遗传相异的特点反映了形态种与系统发育种概念的冲突。目前,较广泛认可的物种概念是生物学种概念,以是否存在生殖隔离来界定物种(Huxley, 1943)。因此,隐存种便被定义为形态相似但已存在生殖隔离的物种,而存在隐存种的类群通常被称为物种复合体,有时也会被称为种团或复合种等。

为更加明确不同昆虫隐存种之间的差异及其应用领域,本研究通过定量文献计量方法对昆虫隐存

种的鉴定技术及其在潜在领域的应用现状进行分析。文献数据主要检索自中国知网数据库CNKI(China National Knowledge Infrastructure, <https://www.cnki.net/>), 论文出版时间限定为2023年6月30日前的所有论文。以“隐存种”“物种复合体”“昆虫”为检索词,以篇名、关键词和摘要为检索式,共获得1983年到2023年6月30日的523篇候选论文,包括学位论文、学术论文、会议论文及科技成果。从候选论文中主要选择文献类型为试验性研究的论文进行分析,最终筛选出368篇包含了具体的昆虫隐存种鉴定方法及其潜在应用领域的论文,进一步对其年发文量进行趋势分析,并提取分类方法及应用领域进行框架梳理和统计分析,梳理出昆虫隐存种的主要鉴定方法及其主要应用领域,重点介绍基于多元化分类技术推动的昆虫隐存种分类研究的进展,以促进昆虫隐存种研究在有害生物防控与物种保护中的应用。

1 昆虫隐存种的分类方法

昆虫隐存种分类研究的中文论文数量从2008年开始持续增加,到2018年达到高峰,年发表论文数量为38篇(图1);在368篇筛选出的论文中,昆虫隐存种的分类方法主要包括生态分类、分子分类、细胞分类和生化分类4大类(图2),研究对象主要为半翅目昆虫,涉及188篇,占筛选论文总数的51.09%(图3-a)。研究方法主要采取单一分类方法,涉及241篇,占筛选论文总数的65.49%;其次是采取2种分类方

法的研究,涉及125篇,占筛选论文总数的33.97%;采取3种及以上分类方法的研究较少,涉及2篇,占筛选论文总数的0.54%(图3-b)。

1.1 生态分类

生态学是研究生物体对环境适应性的科学(马世骏,1982)。以研究宏观现象(生物体的形态和行为习性等)为主体的生态学为宏观生态学,进一步从分子水平等微观角度揭示宏观现象的生态学为微观生态学(马世骏,1962)。因此,生态分类是基于昆虫的形态特征以及在环境因子驱使下表现出的行为习性差异来鉴别物种的方法。本文调研结果显示形态、行为习性的比较分析有助于识别昆虫隐存种,并且相关基因表达量的检测等微观分析手段可揭示其环境适应性差异的机制。在筛选出的论文中,采用生态分类的论文有191篇,占筛选论文总数的51.90%,其中基于生态分类与分子分类联合使用的论文最多,为124篇,占筛选论文总数的33.70%;其次是基于单一生态分类的论文,共有64篇,占筛选

论文总数的17.39%(图3-b)。

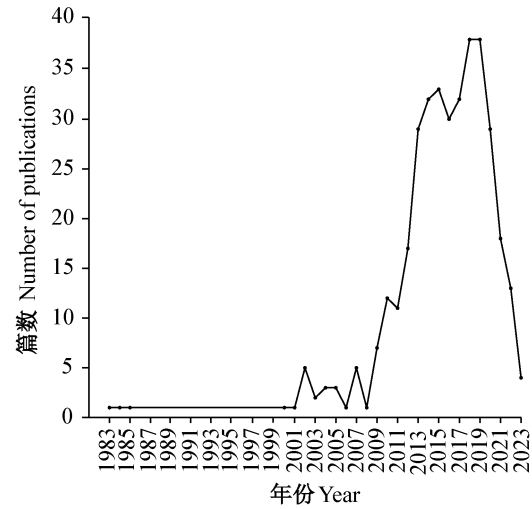
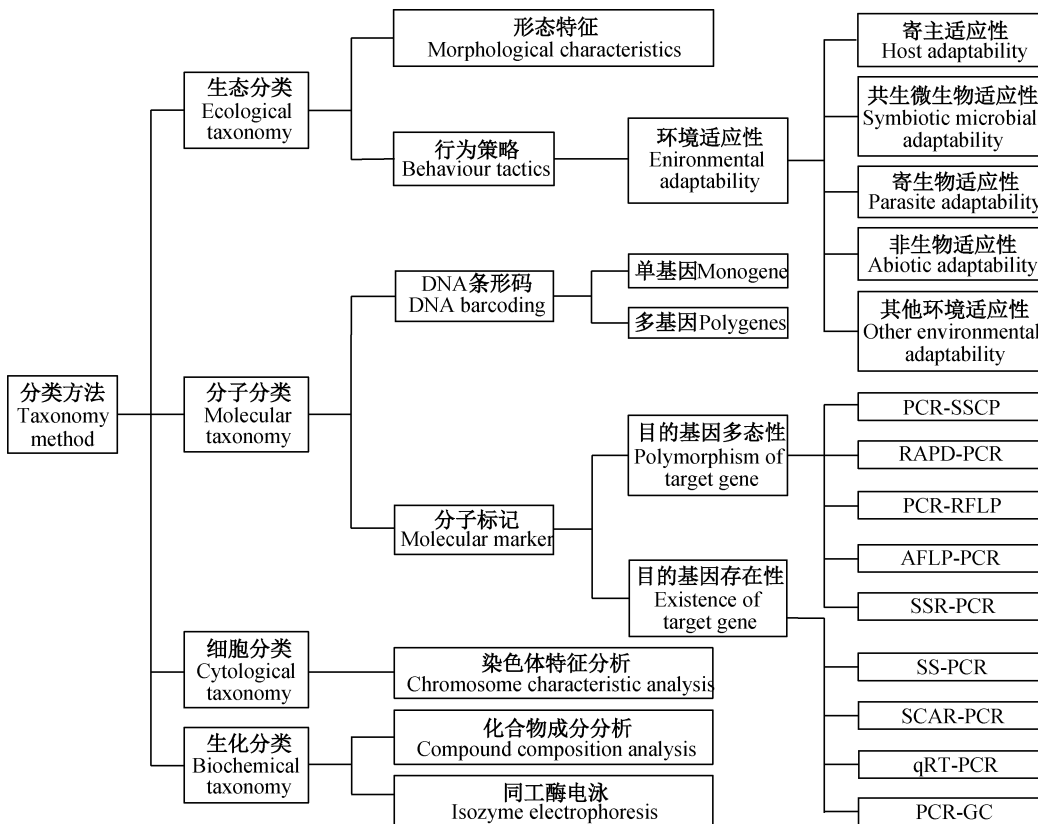


图1 1983—2023年6月CNKI中关于昆虫隐存种分类研究的中文论文数量

Fig. 1 The number of papers on the taxonomic studies of cryptic insect species in CNKI from 1983 to June 2023



PCR: 聚合酶链式反应; SSCP: 单链构象多态性; RAPD: 随机扩增多态性DNA; RFLP: 限制性片段长度多态性; AFLP: 扩增片段长度多态性; SSR: 简单重复序列; SS: 物种特异性; SCAR: 序列特征扩增区域; qRT: 实时荧光定量; GC: 基因芯片。PCR: Polymerase chain reaction; SSCP: single strand conformation polymorphism; RAPD: random amplified polymorphic DNA; RFLP: restriction fragment length polymorphism; AFLP: amplified fragment length polymorphism; SSR: simple sequence repeats; SS: species-specific; SCAR: sequence characterized amplified region; qRT: quantitative real-time; GC: gene chip.

图2 昆虫隐存种分类方法框架图

Fig. 2 The framework of taxonomic methods for cryptic insect species

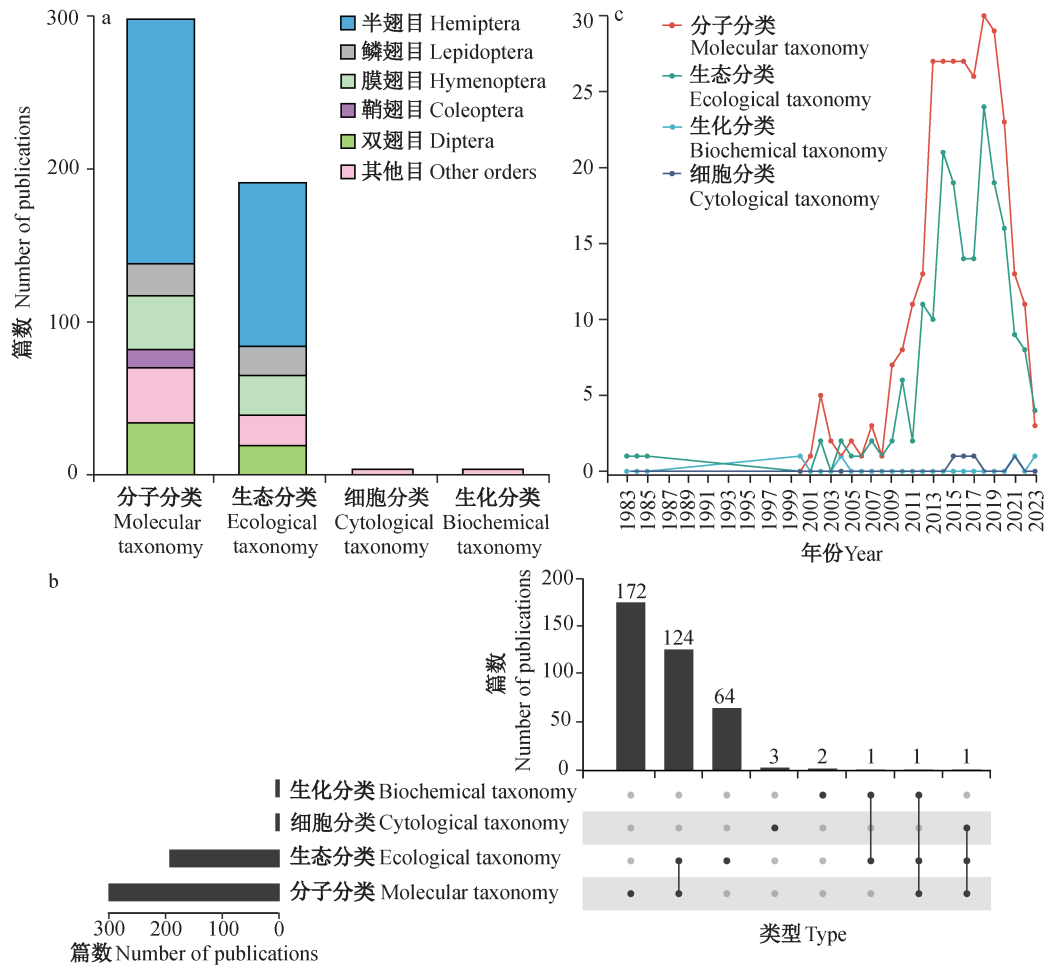


图3 1983—2023年6月CNKI中关于昆虫隐存种分类方法的研究对象(a)、联合使用情况(b)和发文趋势(c)

Fig. 3 The research object (a), combined use (b), and publication trend (c) on the taxonomic methods of cryptic insect species in CNKI from 1983 to June 2023

1.1.1 形态特征

在特殊的环境条件下,选择压力主要作用于与昆虫生存密切相关的其他性状而非形态性状(徐伟和车静,2019)。因此,该环境中的昆虫很可能演化为隐存种且很难通过传统形态分类去鉴别。昆虫隐存种之间形态差异的量化与界定标准是一个亟待解决的问题。文献检索结果显示有52篇论文(占筛选论文总数的14.13%)涉及形态学研究。

形态分类是昆虫分类中最基本的方法(陈世骧,1964)。昆虫种类的分化与形态结构的变化密切相关,因此昆虫的外部形态、内部结构及其大小比例等形态特征被视为昆虫分类的重要依据(黄年君,2014)。20世纪初期,形态学研究开始从定性转向定量,20世纪60年代出现形态测量学(杨志军,2012)。早期的形态测量学使用标点标记昆虫躯体的头、胸等特定部位,测量标点间的线性距离来进行形态指标的定量测量(Carolan et al., 2012)。然而,其测量方法与结果存在争议(史宇坤,2017)。随着数学和

计算机领域的快速发展,几何形态测量学的出现在一定程度上弥补了形态分类的不足(Rohlf, 1998)。

几何形态测量学结合了解析几何与计算机图像处理技术,运用生物统计方法量化生物体形态的变化(刘洋,2017)。几何形态测量学主要包括地标点法、半地标点法、椭圆傅里叶分析法和轮廓法,其中应用较多的是地标点法(杨志军,2012;刘霁瑶,2021)。地标点法是基于 x 、 y 坐标或地标对形状进行量化,通过对选定的地标进行普氏叠加,去除样本的位置、方向和比例等非形变因素的影响,结合统计学工具进行定量分析,从而得到更准确的形态特征数据来区分隐存种。几何形态测量学主要用于分析昆虫的翅膀和外生殖器形状相对稳定、坚固的结构,如刘洋(2017)利用几何形态测量学对越南额蟋 *Itara vietnamensis* 种团中3个物种的阳茎基背片特征进行统计分析,发现它们在大小及形状上均存在显著差异,但线粒体DNA序列不存在显著差异,推测其生殖器形态差异是由核基因正选择所引起,线

粒体中不存在与其相关的正选择基因;而 Yang et al. (2012)通过基于细胞色素c氧化酶亚基I(cytochrome c oxidase subunit I, COI)基因的DNA条形码技术及系统发育分析发现棘趾野螟属的 *Anania coronata* 出现4个单系,并用生殖器的定量形态学分析支持了分子鉴定结果,证明该种为4个种的复合体。虽然生殖器特征是昆虫快速分化的形态特征之一(LeVasseur-Viens et al., 2015),但并不是所有的隐存种都存在生殖器特征的显著差异,如条纹小粉蝶 *Leptidea sinapis* 经生殖器形态鉴定被初步确认为包含2个种的复合体,分别是条纹小粉蝶和雷小粉蝶 *L. reali* (Lorković, 1993)。而 Dincă et al. (2011)基于染色体核型和系统发育分析又将条纹小粉蝶复合体中的雷小粉蝶鉴定为雷小粉蝶和 *L. juvernica*,并进一步通过雄性生殖器的定量形态学分析有效地鉴别了雷小粉蝶和条纹小粉蝶,但未能鉴别雷小粉蝶和 *L. juvernica*,表明雷小粉蝶和 *L. juvernica* 遗传并保持了

祖先的性状,而条纹小粉蝶已经进化出显著差异。因此,不能完全依靠生殖器形态特征去鉴别隐存种,还需结合其他分类方法来提高鉴定结果的准确性。

1.1.2 行为策略

同域分布且生态位重叠的不同物种通常会发生资源竞争(Cabral & Krefl, 2012),只有对环境适应能力更强的物种才能占据更多生态位。在本文筛选出的论文中,基于环境适应性差异进行昆虫隐存种区分的论文共152篇,占筛选论文总数的41.30%。检索发现昆虫隐存种的环境适应能力主要表现在为适应寄主、寄生物、共生微生物和非生物因子等环境因素所采取的行为策略上,包括发育策略、繁殖策略、取食策略、共生策略、通信策略和分布策略(表1)。根据与昆虫隐存种互作的不同环境因子,将其环境适应性分为寄主适应性、寄生物适应性、共生微生物适应性、非生物适应性和其他环境适应性。而不同昆虫隐存种的环境适应性会有较大差异。

表1 昆虫隐存种行为策略的相关指标

Table 1 Related indicators of behavioral tactics of cryptic insect species

行为策略 Behavior tactic	相关指标 Index of correlation	参考文献 Reference
发育策略 Developmental tactic	发育历期 Developmental duration	易胜等, 2014; 陈婷等, 2019 Yi et al., 2014; Chen et al., 2019
	羽化率 Eclosion rate	李佳倩, 2021 Li et al., 2021
	卵孵化率 Egg hatching rate	肖娜, 2015 Xiao, 2015
	寿命 Lifespan	易胜等, 2014 Yi et al., 2014
	死亡率 Mortality	刘小园, 2014; 肖娜, 2015 Liu, 2014; Xiao, 2015
繁殖策略 Reproductive tactic	存活率 Survival rate	易胜等, 2014; 陈婷等, 2019 Yi et al., 2014; Chen et al., 2019
	求偶率和交配率 Courtship and mating rate	孙地冰, 2011; 秦丽, 2013 Sun, 2011; Qin, 2013
	产卵量 Egg laying amount	易胜等, 2014; 汪怡蓉, 2019 Yi et al., 2014; Wang, 2019
	种群数量 Population quantity	卢少华, 2019 Lu, 2019
取食策略 Trophic tactic	后代性比 Progeny sex ratio	卢少华, 2019; 潘立婷, 2019 Lu, 2019; Pan, 2019
	食物类型 Food type	张毅波, 2014; 汪怡蓉, 2019 Zhang, 2014; Wang, 2019
	取食率 Feeding rate	刘馨, 2017; 汪怡蓉, 2019 Liu, 2017; Wang, 2019
共生策略 Symbiotic tactic	其他 Other	卢少华, 2019 Lu, 2019
	被寄生率 Parasitization rate	刘小园, 2014; 刘馨, 2017 Liu, 2014; Liu, 2017
	寄生率 Parasitism rate	汪怡蓉, 2019 Wang, 2019
	共生微生物类型 Symbiotic microbial type	杨义婷, 2015; 胡明鑫等, 2023 Yang, 2015; Hu et al., 2023
	寄主类型 Host type	陈婷等, 2019; 汪怡蓉, 2019 Chen et al., 2019; Wang, 2019
	寄主龄期选择率 Host instar selection rate	张毅波, 2014 Zhang, 2014
	微生物携带率 Microbial carrying rate	胡明鑫等, 2023; 林晓涛等, 2023 Hu et al., 2023; Lin et al., 2023
病毒传播率 Virus transmission rate	应丰泽等, 2015; 陈群芳, 2018 Ying et al., 2015; Chen, 2018	
通信策略 Communication tactic	信息素组成 Pheromone composition	刘霁瑶, 2021 Liu, 2021
分布策略 Distribution tactic	鸣声类型 Sound type	魏琮和罗昌庆, 2014; 刘雲祥, 2020 Wei & Luo, 2014; Liu, 2020
	经度和纬度 Longitude and latitude	刘莘等, 2014 Liu et al., 2014
	海拔 Altitude	刘莘等, 2014 Liu et al., 2014

寄主适应性指寄生物对寄主的选择性以及取食寄主后寄生物表现出的行为特性。不同寄生物隐存种对不同寄主有一定的寄主选择性和产卵趋向性,如汪怡蓉(2019)通过研究烟粉虱 *Bemisia tabaci* 中

东-小亚细亚1(Middle East-Asia Minor 1, MEAM1, 以前称之为B型)和地中海(Mediterranean, MED, 以前称之为Q型)2个隐存种对4个辣椒品种千红、中椒、杭椒和中华红的适应性差异,发现MEAM1隐存种

只对中华红有取食和产卵选择偏好,而MED隐存种对4个辣椒品种无偏好。此外,不同昆虫隐存种后代的卵孵化率、羽化率、性比、发育历期和寿命等行为指标可能存在差异(刘馨,2017;陈婷等,2019;潘立婷,2019)。例如,李佳倩(2021)发现取食番茄的烟粉虱Asia II 1和MEAM1隐存种的后代发育至高龄若虫或成虫阶段的比例差异不显著,但Asia II 1隐存种在辣椒上的适合度高于MEAM1隐存种。

寄生物适应性指寄主为防御寄生物所表现出的行为特性或寄生物的寄生、取食行为对寄主产生的影响。不同寄主隐存种对寄生物的适应能力可能存在差异,如刘馨(2017)发现丽蚜小蜂*Encarsia formosa*对健康番茄苗上的烟粉虱MED和MEAM1隐存种3龄若虫的寄生率无显著差异,但对感染双生病毒番茄上MED隐存种的寄生率显著高于MEAM1隐存种。为研究这种选择性差异机制,刘馨(2017)进一步对烟粉虱MEAM1和MED隐存种3龄若虫侵染的植物挥发物进行分析,发现MEAM1隐存种侵染的健康番茄苗释放单萜类及倍半萜类物质的量与MED隐存种侵染的健康番茄苗的释放量无显著差异,而MED隐存种侵染的带毒番茄苗释放的挥发物量明显高于MEAM1隐存种侵染的带毒番茄苗的释放量,并进一步通过嗅觉试验推断出此类挥发物为丽蚜小蜂对MEAM1和MED隐存种若虫寄生选择差异的关键物质。因此,当MED隐存种与双生病毒共同侵染番茄时会使寄主产生更多的挥发物,有利于丽蚜小蜂进行寄主定位,增加MED隐存种被寄生概率的同时提升了MEAM1隐存种的存活率,这就表明MEAM1隐存种的一种生存策略可能是通过寄生在感染番茄黄化曲叶病毒(tomato yellow leaf curl virus, TYLCV)的番茄上来减少被寄生的风险。而刘小园(2014)发现丽蚜小蜂寄生健康番茄苗上的MEAM1隐存种时,其寄生率和致死率显著高于对MED隐存种的,且其子代由卵发育到成蜂的历期更短,种群数量增长更快,寿命更长。因此,寄生物寄生并取食让自身能发育更好的寄主隐存种时,间接提升了另一方寄主隐存种的存活率。

共生微生物适应性是指昆虫对共生微生物表现出的行为特性。不同昆虫隐存种携带的共生微生物种类可能不一样(吕宁,2019),杨义婷(2015)发现与MEAM1隐存种相比,MED隐存种的优势内共生菌是假单胞菌属*Pseudomonas*和立克次氏体属*Rickettsia*。即便携带同一种微生物,不同隐存种的微生物携带率也可能不一致,如胡明鑫等(2023)对天津市12个烟粉虱种群携带TYLCV的情况进行检测,

发现有5个种群超过50.00%的个体携带有TYLCV。当昆虫携带病毒后,不同隐存种传播病毒的能力可能存在显著差异,陈群芳(2018)在比较不同烟粉虱隐存种传播烟草曲茎病毒(tobacco curly shoot virus, TbCSV)能力时发现Asia II 1隐存种的传毒率最高,而MEAM1隐存种的传毒率为0。为研究其传播病毒能力差异的机制,王金娜(2013)利用实时荧光定量PCR(quantitative real-time PCR, qRT-PCR)技术检测并比较了烟粉虱传播病毒相关蛋白基因*GroEL*的表达量在MEAM1、MED隐存种体内的差异,发现该基因在MED隐存种获毒和未获毒状态下的表达量分别是MEAM1隐存种对应状态下的1.55倍和1.68倍。此外,微生物在不同烟粉虱隐存种体内发挥的作用可能不一样,这影响着烟粉虱的发育与繁殖(杨义婷,2015)。

非生物适应性是指昆虫面对非生物环境因素时所表现出的行为特性。本文通过文献检索发现许多研究主要通过杀虫剂或温度处理来探究不同昆虫隐存种在面对环境胁迫时所表现出的行为差异。如易胜等(2014)研究结果表明,在20℃和27℃时MED隐存种的若虫存活率以及雌成虫产卵量、寿命都显著高于MEAM1隐存种,但若虫发育历期较MEAM1隐存种长;柏晶(2022)研究结果则显示,当环境温度处于低温-12~-4℃和高温37~45℃时,MEAM1隐存种的死亡率都始终高于MED隐存种,并且MED隐存种有着更强的耐药性。为进一步探究MED隐存种生存优势的分子机制,柏晶(2022)从其转录组测序结果中筛选出多个基因并通过qRT-PCR技术验证了MED隐存种的温度胁迫相关基因——热激蛋白基因(heat shock protein, Hsp)和药剂胁迫相关基因——细胞色素P450(cytochrome P450, CYP450)基因的高表达决定了其生存优势。

本文通过文献检索发现昆虫的部分行为特性并不是在寄主、寄生物、共生微生物和非生物因素等主要环境因子驱使下体现的,因此将此类行为特性归为其他环境适应性,包括化合物分泌(刘霁瑶,2021)、求偶、交配行为(秦丽,2013)、鸣声行为(董旭铭,2022)、消化行为(苏韵琳,2015)和地理分布(刘莘等,2014)等。不同昆虫隐存种在该类适应性方面存在显著差异,如秦丽(2013)通过不同烟粉虱隐存种的交配试验证明了在线粒体*COI*基因序列存在显著差异的烟粉虱MEAM1、MED和Asia II 1等隐存种之间存在生殖隔离。

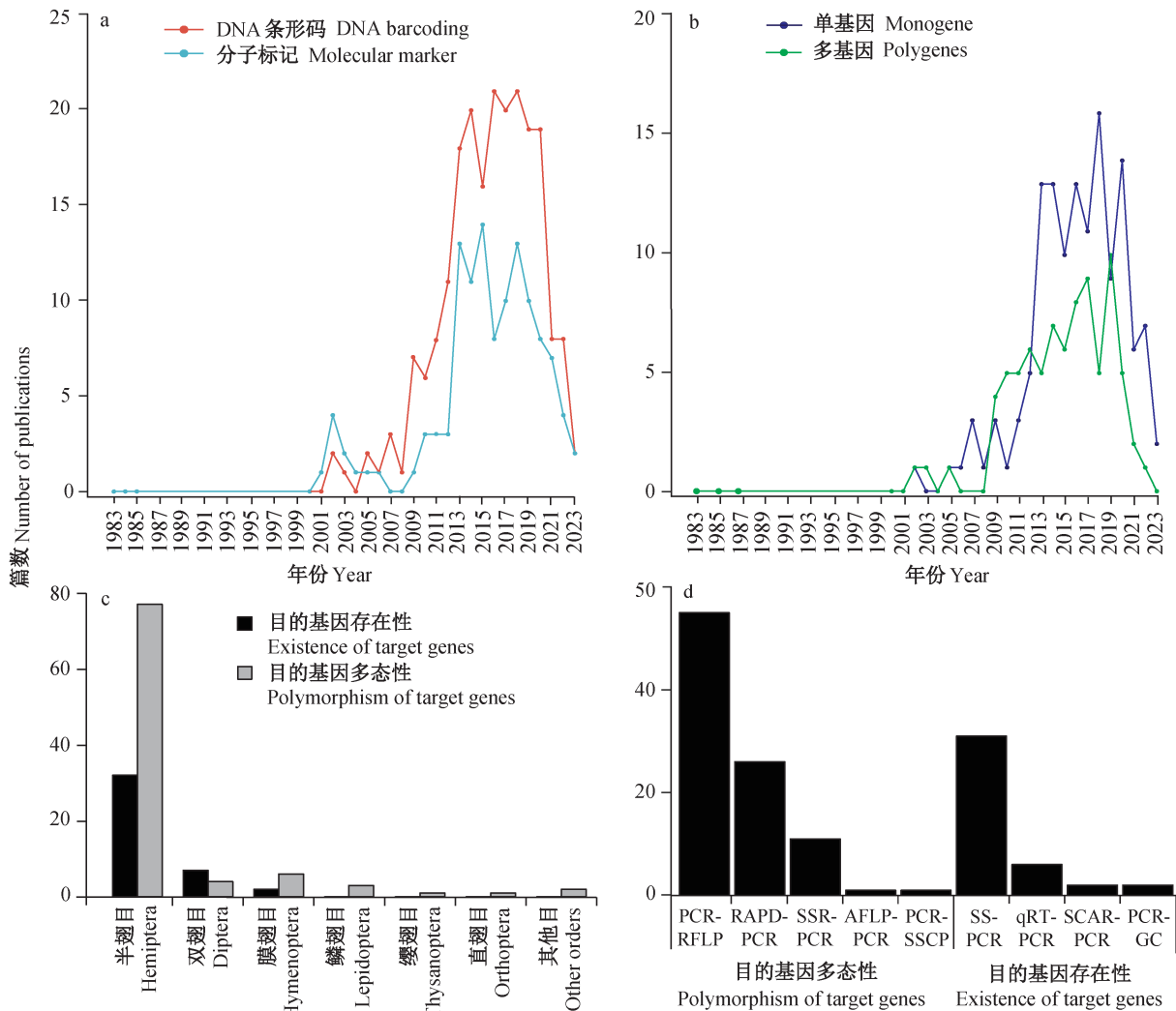
1.2 分子分类

分子分类是基于物种遗传物质DNA序列的差

异和相似性进行物种分类的方法(Regier et al., 2012)。在本文筛选出的论文中共有298篇论文涉及采用分子分类方法进行昆虫隐存种鉴定,占筛选论文总数的80.98%(图3-b),其中基于单一分子分类的论文最多,有172篇,占筛选论文总数的46.74%;其次是基于分子分类与生态分类联合使用的论文,共有124篇,占筛选论文总数的33.70%(图3-b)。涉及采用DNA条形码技术进行物种分类的论文有227篇,涉及采用分子标记技术进行物种分

类的有120篇,分别占筛选论文总数的61.68%和32.61%,且这2种分子手段的应用趋势大致相同(图4-a)。

传统的形态分类有时不适用于种级阶元物种的分类,特别是形态差异细微却在分子水平上有明显差异的物种(Regier et al., 2012)。利用分子分类方法进行物种鉴定不受样品个体发育状态和环境条件的影响,对非成虫态及形态特征不完整的昆虫也能得到准确、可靠的鉴定信息(Regier et al., 2012)。



a: 采用分子分类方法的论文数量; b: 采用单基因或多基因DNA条形码的论文数量; c: 两类分子标记技术的研究对象; d: 采用分子标记技术的论文数量。a: The number of papers using molecular taxonomic methods; b: the number of papers using single or polygenic DNA barcode; c: the research object of two types of molecular marker techniques; d: the number of papers using molecular marker techniques. PCR: 聚合酶链式反应; RFLP: 限制性片段长度多态性; RAPD: 随机扩增多态性DNA; SSR: 简单重复序列; AFLP: 扩增片段长度多态性; SSCP: 单链构象多态性; SS: 物种特异性; qRT: 实时荧光定量; SCAR: 序列特征扩增区域; GC: 基因芯片。PCR: Polymerase chain reaction; RFLP: restriction fragment length polymorphism; RAPD: random amplified polymorphic DNA; SSR: simple sequence repeats; AFLP: amplified fragment length polymorphism; SSCP: single strand conformation polymorphism; SS: species-specific; qRT: quantitative real-time; SCAR: sequence characterized amplified region; GC: gene chip.

图4 1983—2023年6月CNKI中采用分子分类方法鉴定昆虫隐存种的论文数量

Fig. 4 Number of papers using molecular taxonomic methods to identify cryptic insect species in CNKI from 1983 to June 2023

1.2.1 DNA条形码

在隐存种分类研究中能用于形态分类的有效鉴定特征相对有限且难以发现(Regier et al., 2012)。而DNA条形码是克服此类问题的有效方法之一。本文通过文献调研分析发现,在筛选出的隐存种分类研究论文中,有96.74%以上的论文是在2003年DNA条形码技术提出后发表的,且发文量快速增长(图1)。因此,DNA条形码的应用极大地推动了昆虫分类研究的进程。DNA条形码技术是通过比较不同物种的基因序列、遗传距离和序列特征来实现从分子水平上鉴别物种的技术(Regier et al., 2012)。其候选基因一是要具有保守性,以确保可以被通用引物扩增;二是要具有适宜的变异度,以体现种内遗传距离小、种间遗传距离大的特点(王刚, 2011)。2%的遗传距离通常可作为动物界物种划分的分界线(王彦坤, 2020),遗传距离超过2%的物种很可能存在隐存种,而在昆虫纲不同类群中,DNA条形码界定物种的标准可能会有较大差异(杨兆富, 2014)。

目前在昆虫隐存种分类研究中,以COI基因为主的单基因DNA条形码更受欢迎(图4-b),而少部分研究者选择16S rDNA(曹成全, 2008)等作为DNA条形码的候选单基因。实际上只依据单基因片段提供的遗传信息进行系统发育分析相较于采取多基因联合分析略显不足(陈睿等, 2013),因此需要考虑多基因片段联合使用,以便尽可能降低重叠、杂交渗透和不完全支系分选等干扰因素的影响(徐伟和车静, 2019)。如何衍彪等(2011)发现基于DNA条形码的鉴定效果会受到隐存种的影响:寄生于荔枝和帝锦2种植物上的榕树粉蚧*Pseudococcus baliteus*在18S rDNA和28S rDNA基因序列上存在较大的差异,表明榕树粉蚧可能至少包含2个隐存种。然而,臀纹粉蚧属*Planococcus*的柑橘臀纹粉蚧*P. citri*、大洋臀纹粉蚧*P. minor*和无花果臀纹粉蚧*P. ficus*这3个种的18S rDNA和28S rDNA序列均具有高度相似性,没有足够的种间变异度。为更加准确地确定遗传差异,首选基因组序列进行目的基因的鉴定分析(Struck et al., 2018),但是本文通过文献检索发现,在筛选出的隐存种分类研究论文中仅有2.45%的研究采用线粒体全基因组进行分子序列分析。

然而DNA条形码的使用也面临种种问题,如数据库信息不全、种内与种间的遗传差异存在重叠(Memon et al., 2006; 陈媛, 2014)、线粒体假基因(Song et al., 2008)、线粒体异质性(王彦坤, 2020)和遗传分析方法选择不合理(王刚, 2016)等,这些均会导致物种多样性评估出现偏差。因此,仅通过DNA

条形码界定标准划分物种是不完全准确的。DNA条形码技术的应用带动了其他分类方法的发展(图3-c)。许多研究者提倡DNA条形码与其他分类方法联合使用,以提高隐存种鉴定的准确性和可靠性。如杨兆富(2014)发现中国和北美野螟亚科6个复合种的不同地理支系均形成明显的单系且各支系间平均遗传距离超过了2%,并进一步通过形态比较发现6个复合种的不同地理支系存在显著的形态特征差异,证实存在隐存种。因此,多种方法的相互补充和检验可以大幅提升鉴定结果的准确性(陈睿等, 2013)。

1.2.2 分子标记技术

分子标记技术是基于PCR开展的,是评估物种多样性和检测物种纯度的分子手段(Rosell et al., 1997)。本文检索发现分子标记技术的鉴定对象主要为半翅目昆虫(图4-c),且从文献中提取的分子标记技术主要分为2类,一类包括限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)、随机扩增多态性DNA(random amplified polymorphic DNA, RAPD)、简单重复序列(simple sequence repeats, SSR)、扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)和单链构象多态性(single strand conformation polymorphism, SSCP)技术,该类技术使用相对通用的引物,通过观察扩增产物的电泳条带位置(即目的基因的多态性)来鉴别隐存种,其中被较多采用的是RFLP技术(图4-d);另一类包括物种特异性PCR(species-specific-PCR, SS-PCR)、qRT-PCR、序列特征扩增区域(sequence characterized amplified region, SCAR)和基因芯片(gene chip, GC)技术,该类技术使用特异性强的引物或探针,通过观察扩增产物的有无(即目的基因的存在性)来鉴别隐存种,其中被较多采用的是SS-PCR技术(图4-d)。

PCR-SSCP标记技术是指将目的基因的扩增产物变性为单链DNA,因核苷酸序列的差异产生不同构象并在电泳中表现出不同的迁移率(Gasser et al., 2006),进而通过条带位置的差异揭示不同隐存种之间的DNA单链构象多态性差异。如李石柱(2003)针对28S rDNA-D3序列的扩增产物进行SSCP检测,根据电泳条带位置的不同将多斑按蚊*Anopheles maculatus*复合体准确区分为5个种。

RAPD-PCR标记技术是指在缺乏目的基因序列信息的情况下,通过随机引物的PCR扩增获得不同长度的产物,进而通过扩增产物长度的多态性差异来鉴定昆虫隐存种(杨玉慧和李义明, 2001; 徐书华等, 2003)。如徐书华等(2003)采用RAPD标记技

术对拟果蝇 *Drosophila simulans* 不同地理群体进行遗传多态性分析, 结果表明不同地理群体间的扩增产物长度存在差异。同一物种的不同地理种群在适应不同环境压力过程中可能会逐渐积累起遗传差异, 经过漫长的独立进化后很可能会产生生殖隔离 (Thorpe et al., 2008)。因此, 不同地理群体的拟果蝇很可能存在隐存种。

PCR-RFLP 标记技术是指不同物种的基因序列具有不同的内切酶识别位点, 因此可通过 PCR 产物酶切长度的多态性差异来鉴别隐存种 (隆沂峰等, 2010)。如秦丽 (2013) 利用基于 mtDNA-*COI* 的 RFLP 技术鉴定出中国境内同一地理位置的 9 个烟粉虱隐存种; 隆沂峰等 (2010) 根据 2 个大果榕小蜂 *Ceratosolen emarginatus* 隐存种和 2 个鸡嗉果榕小蜂 *C. gravelyi* 隐存种的 *COI* 序列设计内切酶, 利用 RFLP 技术成功鉴别了 2 个大果榕小蜂隐存种和 2 个鸡嗉果榕小蜂隐存种。

AFLP-PCR 标记技术是指对基因组 DNA 进行双酶切后形成不同分子量大小的随机酶切片段, 再对其进行 PCR 扩增, 根据扩增片段长度多态性鉴别昆虫隐存种 (张民照和康乐, 2002)。如王倩 (2004) 利用 AFLP 技术对 7 个寄主上的桃蛀果蛾 *Carposina sasakii* 种群进行了亲缘关系分析, 并建立了适合桃蛀果蛾复合体的 AFLP 分析方法。

SSR-PCR 标记技术是指通过检测简单重复序列 (又称微卫星 DNA) 重复次数的变异性来鉴别微卫星 DNA 序列存在差异的昆虫隐存种 (樊勇和马雅军, 2008; 林琳, 2011)。如丁媛媛 (2016) 依据 2 个薜荔榕小蜂 *Wiebesia pumilae* 隐存种的微卫星位点差异设计 SSR 引物, 通过其 PCR 产物片段长度的差异将其区分开来。

SS-PCR 标记技术在引物设计时需要充分考虑其特异性, 扩增后通过电泳检测产物的有无来鉴定隐存种 (余道坚, 2005)。如韩畅等 (2020) 利用 MED 和 MEAM1 隐存种特异性引物分别对 543 头烟粉虱进行检测, 发现 449 头可被 MED 隐存种引物扩增出目的条带, 但未被 MEAM1 隐存种引物扩增出目的条带, 证明这 449 头烟粉虱为 MED 隐存种; 剩余的 94 头被 MEAM1 隐存种引物扩增出目的条带, 但未被 MED 隐存种引物扩增出目的条带, 证明为 MEAM1 隐存种。

SCAR-PCR 标记技术是指根据 RAPD 标记的末端序列设计引物, 并通过扩增产物的有无来鉴定昆虫隐存种 (Naqvi & Chato, 1996)。如王金娜 (2013) 将温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum*、烟粉虱

MEAM1 和 MED 隐存种的 RAPD 标记分别转化为 SCAR 标记, 成功设计出适用于这 3 种粉虱鉴定的 PCR 特异性引物。

qRT-PCR 标记技术除了用于检测基因表达量, 同样也可用于物种鉴定, 在利用荧光信号的积累实时监测 PCR 进程的同时, 通过检测荧光信号的强度或观察扩增曲线的有无来鉴别昆虫隐存种 (Higuchi et al., 1992)。如姜帆 (2015) 基于线粒体 *COI* 基因序列设计并筛选出包括物种复合体在内的检疫性实蝇的特异性 *TaqMan*-MGB 探针, 并结合已筛选出的种特异性引物, 建立了我国检疫性实蝇的 qRT-PCR 鉴定技术。此外, 以集成流路 (integrated fluidic circuit, IFC) 芯片为反应平台的 qRT-PCR 标记技术在昆虫分子鉴定中也进行了初步应用, 该技术不仅具有传统 qRT-PCR 技术特异性强、检测效率高和无污染的优点, 而且还可同时进行多步 qRT-PCR 反应 (姜帆, 2015)。

PCR-GC 是一种高通量基因分析技术, 将大量寡核苷酸探针固定和支持物上, 而探针可以代表不同的基因与样本 DNA 的扩增产物进行特异性杂交, 通过杂交信号来确定物种的身份 (Möller et al., 2008)。其中探针设计时应考虑变异较大且能区分复合种的目的基因, 以达到更精确的鉴定效果 (王哲, 2016)。

1.3 细胞分类

细胞分类是根据细胞结构的差异来鉴别物种的分类方法 (钱宏革等, 2021)。目前, 细胞分类主要是以染色体数目与形态、带型分析和减数分裂行为等作为分类特征 (张鹤等, 2016), 具有不同染色体核型的隐存种之间进行交配会导致生育能力下降 (Kandul et al., 2007)。因此, 染色体特征的比较分析可为昆虫隐存种的鉴别提供依据 (钱宏革等, 2021)。如程彪 (2017) 对同为赫坎按蚊 *Anopheles hyrcanus* 种团的雷氏按蚊 *A. lesteri* 和中华按蚊 *A. sinensis* 的多线染色体图谱进行了比较, 发现在多线染色体臂形态上存在明显差异, 这提高了两者的鉴别效率。目前细胞分类方法未能得到广泛应用, 本文从筛选出的论文中仅发现有 4 篇涉及该类方法, 占筛选论文总数的 1.09% (图 3-b)。分析原因可能是染色体结构识别需要丰富的经验, 无法大范围推广应用 (程彪, 2017)。

1.4 生化分类

生化分类是指根据生物体产生的化合物成分和结构差异来鉴别物种 (Throckmorton, 1968)。本文从筛选出的论文中发现, 研究者主要采用同工酶电

泳和化合物分析这2种生化分类技术进行昆虫隐存种的鉴定,也仅检索到4篇相关文献,占筛选论文总数的1.09%(图3-b)。

1.4.1 化合物分析

化合物分析是指利用气相色谱-质谱联用(gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)技术对化合物进行组分分析(张鹤等,2016)。而用于隐存种鉴定分析的化合物很可能是性信息素。性信息素是非视觉交配信号中的重要交配信号,对昆虫交配前的识别起到引导作用(Ali & Morgan, 1990)。形态类似的昆虫隐存种可通过识别此类特异性化学物质发现同类异性的存在。因此,根据性信息素组分的差异可以鉴别昆虫隐存种(Page et al., 1997)。如刘霁瑶(2021)基于雄性头部下性信息素组分差异将中国明亮熊蜂*Bombus lucorum*复合体划分为5个类群。实际上,同一物种的不同个体产生的性信息素组分也可能存在差异,因为影响其分泌节律的因素较多,包括温度、湿度和自身生理状态等(Vaničková et al., 2014)。因此,明确昆虫性信息素释放节律可为昆虫隐存种的鉴别提供依据。

1.4.2 同工酶电泳

同工酶广义是指生物体内催化相同反应而分子结构不同的酶,其结构上的差异直接反映了基因的差异(Wagner & Selander, 1974)。由于不同物种的同工酶在氨基酸组成和肽链结构上存在差异,其带电性质也各不相同(Wagner & Selander, 1974)。因此在电泳过程中它们会以不同的速度和方向进行迁移,并在染色后形成特定的酶谱(乔海娟,2000),可以通过比较酶谱中条带位置的多态性来进行隐存种的区分。如石焕焕等(2004)探讨了我国微小按蚊

*A. minimus*复合体在同工酶谱上的鉴别特征,发现其醇脱氢酶(alcohol dehydrogenase, ADH)和酯酶(esterase, EST)同工酶谱存在明显差异,可为不同地理分布的微小按蚊分类提供参考依据。目前,同工酶电泳在昆虫分类中应用较少,可能是由于其操作步骤繁琐以及稳定性较差等原因,逐渐被其他分类方法取代(张鹤等,2016)。

2 分类研究的应用领域

本文对筛选出的论文进行统计分析,发现昆虫隐存种分类研究主要应用于农业病虫害防治、物种多样性评估、疾病防控和生境保护4个方面,分别涉及262、74、27和6篇论文,分别占筛选论文总数的71.20%、20.11%、7.34%和1.63%(图5-a)。

有71.20%的论文研究对象为农业害虫,其研究意义在于通过隐存种分类对目标害虫实施有效消杀,进而实现农作物高产(张蓉,2019);有20.11%的论文旨在挖掘隐存分类单元,进而全面评估物种多样性,引领分类研究向种级阶元发展(隆沂峰等,2010);昆虫隐存种的分类研究推动了人类医学领域的发展,如开发昆虫制药(田晓轩等,2014)和阻断病媒虫的传播(陈辉莹,2017)等,而相关论文仅占7.34%;部分昆虫隐存种对于环境污染状况具有良好的指示作用,此类生物的有效分类及合理利用有益于生境保护及生态平衡的维持(姜丽等,2015),而相关论文仅占1.63%;未划入上述4类应用领域的论文归为其他领域,共11篇,占筛选论文总数的2.99%。综上所述,目前昆虫隐存种的分类研究主要应用于农业病虫害防治,在其他领域的应用相对较少(图5-a、b)。

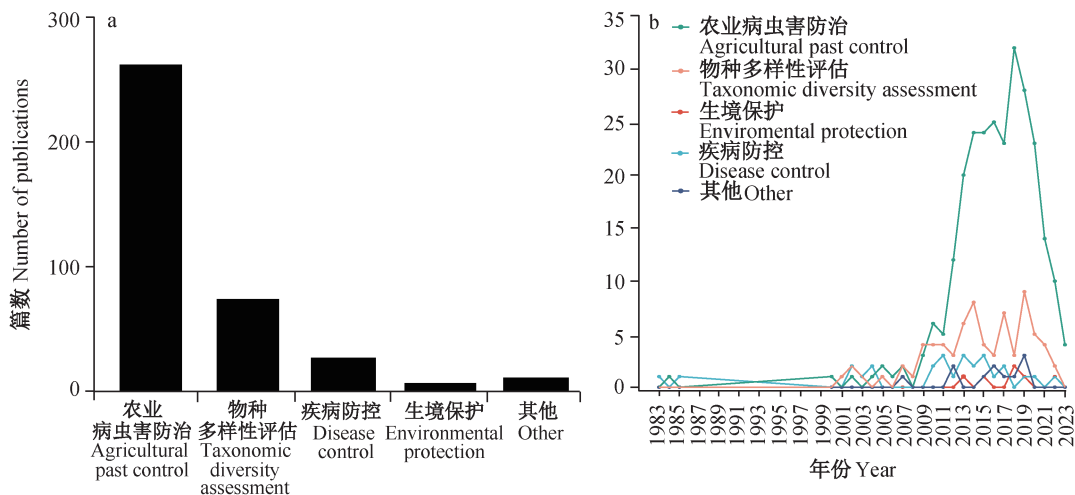


图5 1983—2023年6月CNKI中涉及生物多样性保护相关领域的昆虫隐存种分类研究的论文数量(a)和发文趋势(b)

Fig. 5 Number of papers (a) and publication trend (b) on taxonomic studies of cryptic insect species related to biodiversity conservation in CNKI from 1983 to June 2023

2.1 农业病虫害防治

农业害虫会取食农作物、传播植物病毒或产生引起植物生理异常的分泌物,导致农作物减产,给农业生产造成巨大的经济损失。对其有效治理的前提是明确害虫的物种信息,而错误的物种鉴定将给农业生产带来不可估量的后果,因此需要针对目标害虫采取有效的防治手段,避免无效防控。本文通过文献调研发现该应用领域的主要研究对象是半翅目粉虱科昆虫,其防治手段主要是化学防治和生物防治。

化学防治是指连续、适时地对目标害虫进行药物消杀。然而不同害虫隐存种对杀虫剂的敏感性不一样(张蓉,2019),如果害虫隐存种对某类杀虫剂的抗性相对较强,会因为缺少了竞争种和天敌而导致其种群数量剧增(倪寿坤和顾中言,2005)。目前抗药性研究主要集中于解毒酶方面,如杨鑫等(2014)研究发现烟粉虱 MED 隐存种 CYP450 基因的过量表达可能会使其抗药性增加,这为杀虫剂的研发提供了理论依据。然而化学药物的长期使用易导致害虫抗药性的产生与增加,因此需结合生物防治手段进行综合防控。

生物防治是指利用天敌的取食习性实现对害虫的控制。只有确定隐存种的分类信息才能实现高效的生防作用,如海氏桨角蚜小蜂 *Eretmocerus hayati* 更适用于防控烟粉虱 MED 隐存种而非 MEAM1 隐存种(张毅波,2014),且海氏桨角蚜小蜂与浅黄恩蚜小蜂 *E. sophia* 以 3:1 的比例释放时可对 MED 隐存种起到很好的控制效果(张晓明等,2018)。周青松(2014)利用 DNA 条形码技术对寄生于大豆蚜 *Aphis glycines* 的寄生蜂进行了分子鉴定,将 11 个形态种鉴定为 15 个种,这为蚜虫生防中天敌种类、功能多样性的评估提供了理论基础。

2.2 物种多样性评估

昆虫是地球上已知物种种类最多的动物,据估计约有 100 多万种昆虫已被命名,占全部已知生物种类的一半以上(张小斌等,2005)。然而,这只是目前已被发现的昆虫种类,隐存种的存在使得物种多样性被低估,隐存分类单元的挖掘可以更全面地评估物种多样性。如李恺(2002)对 57 种蟋蟀进行了 RAPD 鉴定,发现存在 7 个新种;隆沂峰等(2010)对大果榕小蜂复合体和鸡嗉果榕小蜂复合体进行了 RFLP 鉴定,分别鉴定出 2 个隐存种;杨帆(2018)分别对布氏华鱼蛉 *Sinochauliodes buchi* 和多斑华鱼蛉 *S. maculosus* 进行了系统发育分析,结果显示都形成了多个独立支系,与形态鉴定结果不一致,推测可能存在隐存种。有研究表明昆虫与其他动物、植物、微

生物的物种多样性存在基本明确的数量关联(Li & Wiens, 2023),因此昆虫隐存种分类研究的开展对全球物种多样性的评估有一定的潜在价值。

2.3 疾病防控

昆虫是医学领域的重要研究对象,可作为药材被人类所用。然而,昆虫隐存种的存在使药效产生了不确定性。如土鳖虫是一种用于治疗跌打损伤和淤血肿痛的传统中药材。市场上交易的土鳖虫以中华真地鳖蠊 *Eupolyphaga sinensis* 为主,而其野生种群间遗传差异较大,很可能存在隐存种(Hu et al., 2011),这意味着会存在一定的化学成分差异(田晓轩等,2014)。此外,昆虫也可以传播影响人类健康的重大疾病,不同病媒虫隐存种的生存环境、疾病传播对象和传播能力均存在明显差异(Besansky, 1999)。如白蛉是一类体积较小的吸血昆虫,部分蛉种是利什曼病、巴尔通体病和白蛉热等疾病的传播媒介(Pinto et al., 2015)。为实现精准防控,陈辉莹(2017)对采集于海南省的贝氏司蛉 *Sergentomyia bailyi* 进行隐存种的鉴别及生态习性的阐明,为白蛉的防控提供了理论依据。因此,昆虫隐存种的准确分类与应用,有利于提高昆虫药用价值和精准防控病媒昆虫,为公共卫生安全提供保障。

2.4 生境保护

昆虫在保护生境以及维持生态平衡等方面具有重要的理论意义和生态价值(Wilson & McGill, 1977)。不同昆虫隐存种对环境污染的反应程度不同,这影响着环境监测的准确性。其中部分优良的环境指示物种,由于其形态相似而被鉴定为其他物种,对其在水产、环境和生态等方面的应用造成了困扰(李丽梅,2018)。如摇蚊是监测水体环境污染状况的淡水指示生物(Wilson & McGill, 1977),其形态特征分化较弱难以区分(陈锦贤,2022),而李丽梅(2018)利用系统发育分析将 28 个摇蚊形态种鉴定为 35 个种,为水域生态环境监测工作提供了参考。

3 展望

自 DNA 条形码技术提出后,使昆虫隐存种因形态相似而难以区分的窘境得以缓解,并在一定程度上挖掘了隐存分类单元。然而,分子鉴定的结果也会受到一些干扰因素的影响,如假基因(Song et al., 2008)和线粒体异质性(王彦坤,2020)等,使物种多样性被错误评估。为了提高物种鉴定的准确性,越来越多的学者强调整合分类学方法的重要性,用多个维度的生物学特征去描述和鉴定物种,而不再局限于某一类方法(李琪等,2014)。在过去的 40 年

间,昆虫隐存种分类方法由单一化向多元化转变的同时促进了物种多样性的评估,并推动了农业和医疗等多个领域的发展,但这仍远远不够。昆虫对生存环境的要求相对较高,农药的滥用、昆虫栖息地的过度开发以及全球气候条件的变化已对其生存造成严重威胁(周振宏,2018),昆虫隐存种很可能在被人发现之前就已经灭绝了,因此,其分类研究的理论与方法有待进一步完善。目前昆虫隐存种分类学倾向于在分子、行为上的研究,在其他领域的分类研究拓展太少。未来需要将整合分类学评估体系纳入到昆虫隐存种研究中,建立一套涉及多个学科领域的分类指标,并在分类实践中探讨隐存种的演化机制,实现对隐存种多样性的系统描述,进而促进整合分类学的发展与应用。

参 考 文 献 (References)

- Ali MF, Morgan ED. 1990. Chemical communication in insect communities: a guide to insect pheromones with special emphasis on social insects. *Biological Reviews*, 65(3): 227-247
- Bai J. 2022. The occurrence in Jiangsu and comparative studies in response to their responses to temperatures and insecticides stress of two cryptic species of *Bemisia tabaci*. PhD thesis. Yangzhou: Yangzhou University (in Chinese) [柏晶. 2022. 两种烟粉虱隐种在江苏的发生及对温度和药剂胁迫响应的比较研究. 博士学位论文. 扬州: 扬州大学]
- Besansky NJ. 1999. Complexities in the analysis of cryptic taxa within the genus *Anopheles*. *Parassitologia*, 41(1/2/3): 97-100
- Cabral JS, Kreft H. 2012. Linking ecological niche, community ecology and biogeography: insights from a mechanistic niche model. *Journal of Biogeography*, 39(12): 2212-2224
- Cao CQ. 2008. Systematic study of Pamphaginae from China (Insecta: Orthoptera: Acridoidea: Pamphagidae). PhD thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University (in Chinese) [曹成全. 2008. 中国癩蝗亚科的分类研究(昆虫纲: 直翅目: 蝗总科: 癩蝗科). 博士学位论文. 泰安: 山东农业大学]
- Carolan JC, Murray TE, Fitzpatrick Ú, Crossley J, Schmidt H, Cederberg B, McNally L, Paxton RJ, Williams PH, Brown MJ. 2012. Colour patterns do not diagnose species: quantitative evaluation of a DNA barcoded cryptic bumblebee complex. *PLoS ONE*, 7(1): e29251
- Chen HY. 2017. DNA barcoding for sandfly identification in China and transcriptomic analysis of *Phlebotomus chinensis* (Diptera: Psychodidae). Master thesis. Shanghai: Naval Medical University (in Chinese) [陈辉莹. 2017. 我国常见白蛉DNA条形码和中华白蛉转录组研究. 硕士学位论文. 上海: 第二军医大学]
- Chen JX. 2022. Taxonomic study of Chironomidae (Insecta: Diptera) in Chongming Island based on DNA barcode and morphology. Master thesis. Shanghai: Shanghai Ocean University (in Chinese) [陈锦贤. 2022. 基于DNA条形码和形态学的崇明岛摇蚊科(昆虫纲: 双翅目)分类研究. 硕士学位论文. 上海: 上海海洋大学]
- Chen QF. 2018. Comparison of the abilities and molecular mechanisms underlying tobacco curly shoot virus transmission by different *Bemisia tabaci* cryptic species. Master thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [陈群芳. 2018. 不同烟粉虱隐存种传播烟草曲茎病毒能力的比较及传播机制的研究. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Chen R, Jiang LY, Qiao GX. 2013. DNA barcoding in rapid identification of aphids on *Pinus armandii*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(1): 50-60 (in Chinese) [陈睿, 姜立云, 乔格侠. 2013. 华山松不同生态位上蚜虫的快速鉴定: 基于DNA条形码. *应用昆虫学报*, 50(1): 50-60]
- Chen SX. 1964. Classification principle of morphological characteristics. *Chinese Science Bulletin*, 9(9): 770-779 (in Chinese) [陈世骧. 1964. 形态特征的分类原理. *科学通报*, 9(9): 770-779]
- Chen T, Qi GJ, Shi QX, Lv LH. 2019. Selectivity and adaptability between MEAM1 and AsiaI17 cryptic species of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) to different host plants. *Journal of Environmental Entomology*, 41(3): 451-457 (in Chinese) [陈婷, 齐国君, 石庆型, 吕利华. 2019. 烟粉虱MEAM1和AsiaI17隐种对不同寄主的选择性和生态适应性. *环境昆虫学报*, 41(3): 451-457]
- Chen Y. 2014. Research on phylogenetic relationship and DNA barcoding among sixteen species of the genus *Formica* (Hymenoptera: Formicidae) from China. Master thesis. Guilin: Guangxi Normal University (in Chinese) [陈媛. 2014. 中国蚁属16种蚂蚁系统发育及DNA条形码研究. 硕士学位论文. 桂林: 广西师范大学]
- Cheng B. 2017. Construction of a physical map for *Anopheles sinensis* and the comparative analysis between polytene chromosomes of *Anopheles sinensis* and *Anopheles lesteri*. Master thesis. Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese) [程彪. 2017. 中华按蚊物理图谱构建及中华按蚊与雷氏按蚊多线染色体比较分析. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学]
- De Queiroz K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56(6): 879-886
- Dincă V, Lukhtanov VA, Talavera G, Vila R. 2011. Unexpected layers of cryptic diversity in wood white *Leptidea* butterflies. *Nature Communications*, 2: 324
- Ding YY. 2016. Population structure of pollinating wasp of *Ficus pumilia* (*Wiebesia* sp.3) in the Zhoushan Archipelago. Master thesis. Shanghai: East China Normal University (in Chinese) [丁媛媛. 2016. 舟山群岛薜荔传粉小蜂隐存种3(*Wiebesia* sp.3)种群结构. 硕士学位论文. 上海: 华东师范大学]
- Dong XM. 2022. Acoustic behavior and morphological comparison of stridulatory organs of the larvae of Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). Master thesis. Shenyang: Shenyang Agricultural University (in Chinese) [董旭铭. 2022. 金龟总科幼虫发声行为及发声器比较形态学研究(昆虫纲: 鞘翅目). 硕士学位论文. 沈阳: 沈阳农业大学]
- Fan Y, Ma YJ. 2008. Isolation and characterization of polymorphic microsatellite DNA markers of *Anopheles sinensis* (Diptera: Culicidae). *Journal of the Fourth Military Medical University*, 29(17): 1537-1539 (in Chinese) [樊勇, 马雅军. 2008. 中华按蚊多态微

- 卫星 DNA 位点的筛选和特征研究. 第四军医大学学报, 29(17): 1537-1539]
- Gasser RB, Hu M, Chilton NB, Campbell BE, Jex AJ, Otranto D, Cafarchia C, Beveridge I, Zhu XQ. 2006. Single-strand conformation polymorphism (SSCP) for the analysis of genetic variation. *Nature Protocols*, 1: 3121-3128
- Han C, Zhang XW, Gao GL, Han S, Du YJ. 2020. Distribution of tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) from tomatoes and *Bemisia tabaci* in Xinjiang. *Journal of Shihezi University (Natural Science)*, 38(2): 160-165 (in Chinese) [韩畅, 张兴旺, 高国龙, 韩盛, 都业娟. 2020. 新疆番茄黄化曲叶病毒与烟粉虱隐种的区域分布检测. 石河子大学学报(自然科学版), 38(2): 160-165]
- He YB, Wan XW, Zhan RL, Sun GM, Liu YH, Xu ZF, Zhao YL. 2011. Genetic relationship of 12 species of mealybugs (Hemiptera: Pseudococcidae) based on DNA sequences. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 32(12): 2324-2330 (in Chinese) [何衍彪, 万宣伍, 詹儒林, 孙光明, 刘映红, 许再福, 赵艳龙. 2011. 基于 DNA 序列的 12 种粉蚧亲缘关系分析. 热带作物学报, 32(12): 2324-2330]
- Hebert PD, Cywinska A, Ball SL, De Waard JR. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings. Biological Sciences*, 270(1512): 313-321
- Higuchi R, Dollinger G, Walsh PS, Griffith R. 1992. Simultaneous amplification and detection of specific DNA sequences. *Nature Biotechnology*, 10: 413-417
- Hu MX, Yang ZZ, Li Y, Zhang N, Wang F, Bai YC, Jiao XG, Zhang LX, Liu BM. 2023. Cryptic *Bemisia tabaci* species harboring tomato yellow leaf curl virus and endosymbionts and insecticide resistance monitoring in Tianjin. *Journal of Plant Protection*, 50(1): 101-110 (in Chinese) [胡明鑫, 杨泽众, 李妍, 张楠, 王芳, 白义川, 焦晓国, 张李香, 刘佰明. 2023. 天津市烟粉虱隐种鉴定及其携带 TYLCV、内共生菌情况和抗药性监测. 植物保护学报, 50(1): 101-110]
- Hu YW, Zhu F, Wang XP, Lei CL. 2011. Development time and body size in *Eupolyphaga sinensis* along a latitudinal gradient from China. *Environmental Entomology*, 40(1): 1-7
- Huang NJ. 2014. Study on locomotive organs of males of the genus *Sinopodisma* using geometric morphometrics. Master thesis. Xi'an: Shaanxi Normal University (in Chinese) [黄年君. 2014. 基于几何形态测量学的蹦蝗属雄性运动器官形态变化及模块化集成研究. 硕士学位论文. 西安: 陕西师范大学]
- Huxley J. 1943. Systematics and the origin of species: from the viewpoint of a zoologist. *Nature*, 151: 347-348
- Jiang F. 2015. Technique system for molecular identification of quarantine fruit flies in China. PhD thesis. Beijing: China Agricultural University (in Chinese) [姜帆. 2015. 我国检疫性实蝇分子鉴定技术体系的研究. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学]
- Jiang L, Yan J, Wang TT, Guo Q, Wang XH, Yan CC. 2015. A molecular phylogeny for some genera of the subfamily Chironominae (Diptera: Chironomidae) based on cytochrome oxidase I gene. *Journal of Tianjin Normal University (Natural Science Edition)*, 35(3): 7-11, 22 (in Chinese) [姜丽, 闫娇, 王婷婷, 郭琴, 王新华, 闫春财. 2015. 基于 COI 基因的摇蚊亚科部分属的系统发育分析(双翅目: 摇蚊科). 天津师范大学学报(自然科学版), 35(3): 7-11, 22]
- Kandul NP, Lukhtanov VA, Pierce NE. 2007. Karyotypic diversity and speciation in *Agrodiaetus* butterflies. *Evolution*, 61(3): 546-559
- LeVasseur-Viens H, Polak M, Moehring AJ. 2015. No evidence for external genital morphology affecting cryptic female choice and reproductive isolation in *Drosophila*. *Evolution*, 69(7): 1797-1807
- Li JQ. 2021. Management of the whitefly *Bemisia tabaci* with physical control methods and plant-mediated support system. Master thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [李佳倩. 2021. 物理防治和植物支持系统用于烟粉虱防治的研究. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Li K. 2002. RAPD study on the crickets from China (Orthoptera: Grylloidea). PhD thesis. Xi'an: Shaanxi Normal University (in Chinese) [李恺. 2002. 中国蟋蟀总科昆虫 RAPD 分析研究. 博士学位论文. 西安: 陕西师范大学]
- Li LM. 2018. Molecular identification of *Corynoneura* group (Diptera: Chironomidae) from southern China. Master thesis. Guangzhou: Jinan University (in Chinese) [李丽梅. 2018. 中国南部翅扇类微型直突摇蚊(双翅目: 摇蚊科)分子鉴定. 硕士学位论文. 广州: 暨南大学]
- Li Q, Liu J, Kong LF. 2014. Species concept, species delimitation and species identification. *Periodical of Ocean University of China (Natural Science Edition)*, 44(10): 57-64 (in Chinese) [李琪, 刘君, 孔令锋. 2014. 种的概念及种的界定与鉴定. 中国海洋大学学报(自然科学版), 44(10): 57-64]
- Li SJ. 2003. Molecular Identification and phylogeny of *Anopheles maculatus* complex (Diptera: Culicidae) from China. Master thesis. Xi'an: Shaanxi Normal University (in Chinese) [李石柱. 2003. 我国多斑按蚊复合体的分子鉴别及系统学研究. 硕士学位论文. 西安: 陕西师范大学]
- Li X, Wiens JJ. 2023. Estimating global biodiversity: the role of cryptic insect species. *Systematic Biology*, 72(2): 391-403
- Lin L. 2011. Microsatellite DNA analysis of population genetic structure of the malaria vector *Anopheles lesteri* (Diptera: Culicidae) in China. Master thesis. Shanghai: Naval Medical University (in Chinese) [林琳. 2011. 应用微卫星 DNA 标志研究我国雷氏按蚊群体遗传结构. 硕士学位论文. 上海: 第二军医大学]
- Lin XT, Wang YN, Zhang KG, Zhong ZX, Liu YT. 2023. Identification of cryptic species and detection of virus carrying rate of *Bemisia tabaci* in Foshan, Guangdong Province. *China Vegetables*, (2): 78-82 (in Chinese) [林晓涛, 王依娜, 张可国, 钟泽鑫, 刘雅婷. 2023. 广东佛山地区田间烟粉虱的隐种鉴定及带毒率检测. 中国蔬菜, (2): 78-82]
- Liu JY. 2021. Species delimitation and phylogenetics of *Bombus lucorum* complex in China (Hymenoptera: Apidae). Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [刘霁瑶. 2021. 中国明亮熊蜂复合种鉴定及系统发育分析. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院]
- Liu P, Huang JX, An JD, He SY, Wu J. 2014. Molecular identification and distribution characteristics of the bumblebee *Bombus lucorum* complex in China. *Acta Entomologica Sinica*, 57(2): 235-243 (in Chinese) [刘苹, 黄家兴, 安建东, 和绍禹, 吴杰. 2014. 中国明亮熊蜂复合种的分子鉴定及分布特性. 昆虫学报, 57

- (2): 235–243]
- Liu X. 2017. Host preference of *Encarsia formosa* on *Bemisia tabaci* Q/B. Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [刘馨. 2017. 丽蚜小蜂对 Q/B 烟粉虱的寄主选择性机制. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院]
- Liu XY. 2014. Parasitic characteristics of *Encarsia formosa* on the sweetpotato whitefly, *Bemisia tabaci* B and Q biotype species. Master thesis. Harbin: Northeast Agricultural University (in Chinese) [刘小园. 2014. 丽蚜小蜂对烟粉虱不同生物型的寄生特性研究. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北农业大学]
- Liu Y. 2017. Classification and cryptic diversity of the genus *Itara* in China. Master thesis. Xi'an: Shaanxi Normal University (in Chinese) [刘洋. 2017. 中国额蛛属分类及隐存多样性研究. 硕士学位论文. 西安: 陕西师范大学]
- Liu YX. 2020. Phylogeography of four cicada species from China and adaptive evolution of *Subpsaltria yangi*. PhD thesis. Yangling: Northwest A&F University (in Chinese) [刘云祥. 2020. 四种中国蝉科昆虫谱系地理学研究暨枯蝉适应性进化研究. 博士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学]
- Long YY, Yang LY, Liao WJ. 2010. Identifying cryptic species in pollinating-fig wasps by PCR-RFLP on mtDNA *COI* gene. *Biodiversity Science*, 18(4): 414–419 (in Chinese) [隆沂峰, 杨丽媛, 廖万金. 2010. 利用 PCR-RFLP 技术鉴定传粉榕小蜂隐种混合样品的物种组成. *生物多样性*, 18(4): 414–419]
- Lorković Z. 1993. *Leptidea reali* Reissinger 1989 (= *lorkovicii* Real 1988), a new European species (Lepid., Pieridae). *Natura Croatica*, 2(1): 1–26
- Lu SH. 2019. The factors affecting competitiveness between B and Q biotypes of *Bemisia tabaci*. PhD thesis. Zhengzhou: Henan Agricultural University (in Chinese) [卢少华. 2019. 烟粉虱 *Bemisia tabaci* B 和 Q 生物型竞争能力影响因素研究. 博士学位论文. 郑州: 河南农业大学]
- Lü N. 2019. Productive manipulation and interaction of endosymbiont *Wolbachia* and *Cardinium* in *Bemisia tabaci*. PhD thesis. Guangzhou: South China Agricultural University (in Chinese) [吕宁. 2019. 烟粉虱共生菌 *Wolbachia* 与 *Cardinium* 生殖调控功能及互作研究. 博士学位论文. 广州: 华南农业大学]
- Ma SJ. 1962. Scope of two branches of animal ecology: macroecology and microecology. *Acta Zoologica Sinica*, 8(3): 429 (in Chinese) [马世骏. 1962. 两个动物生态学分支的范畴. *动物学报*, 8(3): 429]
- Ma SJ. 1982. The ecological adaptation of insect population. *Acta Ecologica Sinica*, 2(3): 225–227 (in Chinese) [马世骏. 1982. 昆虫种群的生态适应. *生态学报*, 2(3): 225–227]
- Memon N, Meier R, Manan A, Su K. 2006. On the use of DNA sequences for determining the species limits of a polymorphic new species in the stink bug genus *Halys* (Heteroptera: Pentatomidae) from Pakistan. *Systematic Entomology*, 31(4): 703–710
- Möller R, Schüler T, Günther S, Carlsohn MR, Munder T, Fritzsche W. 2008. Electrical DNA-chip-based identification of different species of the genus *Kitasatospora*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 77(5): 1181–1188
- Naqvi NI, Chato BB. 1996. Development of a sequence characterized amplified region (SCAR) based indirect selection method for a dominant blast-resistance gene in rice. *Genome*, 139(1): 26–30
- Ni SK, Gu ZY. 2005. Factors influencing efficacy of pesticides and principle and methods in scientific application of pesticides IV: methods to improve effect of pesticides. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 33(6): 73–74, 97 (in Chinese) [倪寿坤, 顾中言. 2005. 影响杀虫剂药效的因素与科学使用杀虫剂的原理和方法 IV: 提高杀虫剂药效的基本方法. *江苏农业科学*, 33(6): 73–74, 97]
- Page M, Nelson LJ, Blomquist GJ, Seybold SJ. 1997. Cuticular hydrocarbons as chemotaxonomic characters of pine engraver beetles (*Ips* spp.) in the *grandicollis* subgeneric group. *Journal of Chemical Ecology*, 23(4): 1053–1099
- Pan LT. 2019. Composition and occurrence dynamics of agromyzid leafminers and its parasitic wasps in Beijing area. Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [潘立婷. 2019. 北京地区潜叶蝇及其寄生蜂的组成和发生动态. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院]
- Pinto IDS, das Chagas BD, Rodrigues AAF, Ferreira AL, Rezende HR, Bruno RV, Falqueto A, Andrade-Filho JD, Galati EAB, Shimabukuro PHF, et al. 2015. DNA barcoding of neotropical sand flies (Diptera, Psychodidae, Phlebotominae): species identification and discovery within Brazil. *PLoS ONE*, 10(10): e0140636
- Qian HG, Lin C, Wang N, Wang SS, Wen S, Li YY. 2021. Karyotype analysis of male adult of *Schmidtiacris schmidti*. *Journal of Plant Protection*, 48(1): 239–240 (in Chinese) [钱宏革, 林晨, 王宁, 王树森, 温苏雅勒图, 李媛媛. 2021. 褐背施蝗 *Schmidtiacris schmidti* 雄成虫染色体核型分析. *植物保护学报*, 48(1): 239–240]
- Qiao HJ. 2000. Comparative studies on isozymes of some genera and species of Noctuidae (Lepidoptera: Noctuidae). Master thesis. Xi'an: Shaanxi Normal University (in Chinese) [乔海娟. 2000. 夜蛾科部分属种昆虫酯酶同工酶的比较研究. 硕士学位论文. 西安: 陕西师范大学]
- Qin L. 2013. Molecular separation and reproductive incompatibility of the whitefly *Bemisia tabaci* cryptic species in China. Master thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [秦丽. 2013. 中国境内烟粉虱隐种分子鉴别及生殖隔离程度研究. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Regier JC, Mitter C, Solis MA, Hayden J, Landry B, Nuss M, Simonsen TJ, Yen SH, Zwick A, Cummings MP. 2012. A molecular phylogeny for the pyraloid moths (Lepidoptera: Pyraloidea) and its implications for higher-level classification. *Systematic Entomology*, 37(4): 635–656
- Rohlf FJ. 1998. On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. *Systematic Biology*, 47(1): 147–158
- Rosell RC, Bedford ID, Frohlich DR, Gill RJ, Brown JK, Markham PG. 1997. Analysis of morphological variation in distinct populations of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 90(5): 575–589
- Shi HH, Tian CL, Li YW, Huang RM. 2004. Comparative studies on LDH, ADH and EST isozyme patterns of *Anopheles minimus* from Guangxi, Hainan and Yunnan. *Chinese Journal of Parasitic Disease Control*, (2): 68–70 (in Chinese) [石焕焕, 田春林, 李艳文, 黄若密. 2004. 广西、海南、云南微小按蚊 3 种同工酶谱比较研究. *中国寄生虫病防治杂志*, (2): 68–70]

- Shi YK. 2017. Introduction of morphometrics and a case study on fusulinid foraminifera. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 34(2): 179–191 (in Chinese) [史宇坤. 2017. 形态测量学(Morphometrics)常用方法及其在微体古生物学中的应用. 微体古生物学报, 34(2): 179–191]
- Song H, Buhay JE, Whiting MF, Crandall KA. 2008. Many species in one: DNA barcoding overestimates the number of species when nuclear mitochondrial pseudogenes are coamplified. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(36): 13486–13491
- Struck TH, Feder JL, Bendiksby M, Birkeland S, Cerca J, Gusarov VI, Kistenich S, Larsson KH, Liow LH, Nowak MD, et al. 2018. Finding evolutionary processes hidden in cryptic species. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(3): 153–163
- Su YL. 2015. Transcriptomic analyses reveal the biological roles of salivary glands, alimentary canal and bacteriocytes in Mediterranean cryptic species of *Bemisia tabaci* complex. PhD thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [苏韵琳. 2015. 通过转录组解析烟粉虱 Mediterranean 隐种的唾腺、消化道和含菌细胞的生物功能. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Sun DB. 2011. Behavioural mechanisms underlying the competitive displacement between two invasive cryptic species of the whitefly *Bemisia tabaci*. Master thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [孙迪冰. 2011. 两种入侵烟粉虱之间的竞争取代及其行为机制. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Thorpe RS, Surget-Groba Y, Johansson H. 2008. The relative importance of ecology and geographic isolation for speciation in anoles. *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences*, 363(1506): 3071–3081
- Throckmorton LH. 1968. Biochemistry and taxonomy. *Annual Review of Entomology*, 13(1): 99–114
- Tian XX, Liu J, Xiao M, Wang P, Zhu Y. 2014. The identification of cryptic taxonomic diversity among TCM *Eupolyphaga sinensis* based on the sequences of DNA barcoding region. *Journal of Tianjin University of Traditional Chinese Medicine*, 33(2): 90–93 (in Chinese) [田晓轩, 刘杰, 肖咪, 王鹏, 朱彦. 2014. 基于DNA条形码区域的中药地鳖隐存物种多样性发现研究. 天津中医药大学学报, 33(2): 90–93]
- Vaničková L, Virgilio M, Tomčala A, Břízová R, Ekesi S, Hoskovec M, Kalinová B, Do Nascimento RR, de Meyer M. 2014. Resolution of three cryptic agricultural pests (*Ceratitis fasciventris*, *C. anonae*, *C. rosa*, Diptera: Tephritidae) using cuticular hydrocarbon profiling. *Bulletin of Entomological Research*, 104(5): 631–638
- Wagner RP, Selander RK. 1974. Isozymes in insects and their significance. *Annual Review of Entomology*, 19(1): 117–138
- Wang G. 2011. Molecular identification and phylogeny of China main mosquito species based on DNA barcoding. PhD thesis. Beijing: Academy of Military Medical Sciences (in Chinese) [王刚. 2011. 基于DNA条形码的我国主要蚊虫分子分类系统的建立. 博士学位论文. 北京: 中国人民解放军军事医学科学院]
- Wang G. 2016. Taxonomy and phylogeny of Simuliidae (Diptera: Nematocera) based on DNA barcodes from Irtysh River Basin in Xinjiang. Master thesis. Yangling: Northwest A&F University (in Chinese) [王刚. 2016. 基于DNA条形码的新疆额尔齐斯河流域蚋科分类及系统发育研究(双翅目: 长角亚目). 硕士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学]
- Wang JN. 2013. Studies on the transmission mechanism of tomato yellow leaf curl virus vectored by different biotypes of *Bemisia tabaci*. Master thesis. Harbin: Northeast Agricultural University (in Chinese) [王金娜. 2013. 烟粉虱不同生物型传播番茄黄化曲叶病毒机制研究. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北农业大学]
- Wang Q. 2004. AFLP characterization of *Carposina sasakii* complex. Master thesis. Yangling: Northwest A&F University (in Chinese) [王倩. 2004. 桃蛀果蛾 *Carposina sasakii* 复合体的 AFLP 分析. 硕士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学]
- Wang X. 2016. Development and preliminary application of DNA chip for identifying nine important mosquitoes. Master thesis. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University (in Chinese) [王哲. 2016. 九种重要蚊虫鉴定芯片的开发与初步应用. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学]
- Wang YK. 2020. Effects of mitochondrial heteroplasmy on species identification and biodiversity assessment using DNA barcoding. PhD thesis. Baoding: Hebei University (in Chinese) [王彦坤. 2020. 线粒体异质性对应用DNA条形码鉴定物种和评估生物多样性的影响. 博士学位论文. 保定: 河北大学]
- Wang YR. 2019. Differences in adaptability of B and Q biotypes *Bemisia tabaci* to peppers. Master thesis. Wuhan: Hubei University (in Chinese) [汪怡蓉. 2019. B和Q型烟粉虱对辣椒适应性差异研究. 硕士学位论文. 武汉: 湖北大学]
- Wei C, Luo CQ. 2014. Review of studies on acoustic behavior of cicadas and its systematic and ecological significances. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 23(6): 1–10 (in Chinese) [魏琮, 罗昌庆. 2014. 蝉总科昆虫的发声行为及相关系统学与生态学研究进展. 西北农业学报, 23(6): 1–10]
- Wilson RS, McGill JD. 1977. A new method of monitoring water quality in a stream receiving sewage effluent, using chironomid pupal exuviae. *Water Research*, 11(11): 959–962
- Wu HH. 2014. Digital insect identification based on support vector machine. Master thesis. Changsha: Hunan Agricultural University (in Chinese) [吴宏华. 2014. 基于支持向量机的数字化昆虫鉴定. 硕士学位论文. 长沙: 湖南农业大学]
- Xiao N. 2015. A comparative investigation on the tolerance to unfavorable low and high temperatures between two invasive whiteflies. Master thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [肖娜. 2015. 两种入侵烟粉虱对不利低温和高温的耐受力比较研究. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Xu SH, Zeng QT, Qian YH, Li ST, Yang Y. 2003. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis of *Drosophila simulans* in the mainland of China. *Acta Genetica Sinica*, 30(7): 673–680 (in Chinese) [徐书华, 曾庆韬, 钱远槐, 李守涛, 杨勇. 2003. 中国大陆拟果蝇(*Drosophila simulans*)的随机扩增多态性DNA分析. 遗传学报, 30(7): 673–680]
- Xu W, Che J. 2019. From cryptic species to biodiversity conservation in China: status and prospects. *Scientia Sinica: Vitae*, 49(4): 519–530 (in Chinese) [徐伟, 车静. 2019. 从隐存种到我国生物多样性保护研究: 现状与展望. 中国科学: 生命科学, 49(4): 519–530]

- Yang F. 2018. Molecular phylogenetics and biogeography of Chauliodiinae from eastern Asia (Megaloptera: Corydalidae). Master thesis. Beijing: China Agricultural University (in Chinese) [杨帆. 2018. 亚洲东部鱼蛉亚科(广翅目: 齿蛉科)分子系统学与生物地理学研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业大学]
- Yang X, Xie W, Wang SL, Wu QJ, Xu BY, Zhou XM, Zhang YJ. 2014. Resistance status of the whitefly, *Bemisia tabaci*, in Beijing, Shandong and Hunan areas and relative levels of *CYP4v2* and *CYP6CX1* mRNA expression. *Plant Protection*, 40(4): 70–75 (in Chinese) [杨鑫, 谢文, 王少丽, 吴青君, 徐宝云, 周小毛, 张友军. 2014. 北京、山东和湖南地区烟粉虱抗药性及 *CYP4v2* 和 *CYP6CX1* mRNA 水平表达量分析. *植物保护*, 40(4): 70–75]
- Yang YT. 2015. The diversity analysis of endosymbiont and the dominant bacteria impact on development of *Bemisia tabaci* in cryptic species (Hemiptera: Aleyrodidae). Master thesis. Chongqing: Southwest University (in Chinese) [杨义婷. 2015. 烟粉虱隐种内共生菌种类多样性分析及其优势共生菌对烟粉虱生长发育的影响. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学]
- Yang ZF, Landry JF, Handfield L, Zhang YL, Alma Solis M, Handfield D, Scholtens BG, Mutanen M, Nuss M, Hebert PDN. 2012. DNA barcoding and morphology reveal three cryptic species of *Anania* (Lepidoptera: Crambidae: Pyraustinae) in North America, all distinct from their European counterpart. *Systematic Entomology*, 37: 686–705
- Yang ZF. 2014. Systematics and phylogeny of Pyraustinae (Lepidoptera: Crambidae) from China and North America based on DNA barcodes and morphological characteristics. PhD thesis. Yangling: Northwest A&F University (in Chinese) [杨兆富. 2014. 基于DNA条形码和形态特征的中国和北美野螟亚科分类及系统发育研究(鳞翅目: 草螟科). 博士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学]
- Yang ZJ. 2012. Morphological differentiation of *Carposina sasakii* Matsumura and *C. coreana* Kim (Lepidoptera: Carposinidae). Master thesis. Yangling: Northwest A&F University (in Chinese) [杨志军. 2012. 桃蛀果蛾和山茶黄蛀果蛾形态分化研究. 硕士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学]
- Yang YH, Li YM. 2001. Molecular ecology and animal biodiversity conservation. *Chinese Biodiversity*, 9(3): 284–293 (in Chinese) [杨玉慧, 李义明. 2001. 分子生态学研究与动物多样性保护. *生物多样性*, 9(3): 284–293]
- Yi S, Jiao XG, Xie W, Zhou XM, Wang SL, Wu QJ, Zhang YJ. 2014. Combined effects of temperature and host plants on the development and reproduction of B and Q sibling species of *Bemisia tabaci*. *Plant Protection*, 40(3): 20–25 (in Chinese) [易胜, 焦晓国, 谢文, 周小毛, 王少丽, 吴青君, 张友军. 2014. 温度和寄主植物对B/Q隐种烟粉虱生长发育和繁殖的联合影响. *植物保护*, 40(3): 20–25]
- Ying FZ, Sun YC, Pan LL, Hong Y, Liu SS. 2015. Comparison of horizontal transmission efficiency of tomato yellow leaf curl virus between two invasive cryptic species MEAM1 and MED of the whitefly *Bemisia tabaci* complex (Hemiptera: Aleyrodidae). *Acta Entomologica Sinica*, 58(8): 872–880 (in Chinese) [应丰泽, 孙艳春, 潘李隆, 洪越, 刘树生. 2015. 两个人侵烟粉虱隐种MEAM1与MED对番茄黄曲叶病毒水平传播能力的比较. *昆虫学报*, 58(8): 872–880]
- Yu DJ. 2005. Study on rapid identification of quarantine fruit flies (Diptera: Tephritidae) based on molecular techniques. PhD thesis. Beijing: Graduate School of the Chinese Academy of Sciences (in Chinese) [余道坚. 2005. 检疫性实蝇分子生物学快速鉴定技术的研究. 博士学位论文. 北京: 中国科学院研究生院]
- Zhang DX. 2016. Why is it so difficult to reach a consensus in species concept? *Biodiversity Science*, 24(9): 1009–1013 (in Chinese) [张德兴. 2016. 为什么在物种概念上难以达成共识? *生物多样性*, 24(9): 1009–1013]
- Zhang H, Ma J, He HL, Lin JT. 2016. Research progress in methods for classification and identification of invasive tephritids insects. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 35(4): 136–144 (in Chinese) [张鹤, 马骏, 贺华良, 林进添. 2016. 入侵性实蝇鉴定分类方法的研究进展. *华中农业大学学报*, 35(4): 136–144]
- Zhang MZ, Kang L. 2002. Amplified fragment length polymorphism (AFLP) and its applications in entomological research. *Acta Entomologica Sinica*, 45(4): 538–543 (in Chinese) [张民照, 康乐. 2002. AFLP标记的特点及其在昆虫学研究中的应用. *昆虫学报*, 45(4): 538–543]
- Zhang R. 2019. Biology and ecology of *Frankliniella occidentalis* greenhouse race and lupin race (Insecta: Hymenoptera). Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [张蓉. 2019. 西花蓟马温室品系和羽扇豆品系的生物学和生态学特性研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院]
- Zhang XB, Chen XX, Cheng JA. 2005. Why there are so few insect species in the sea? *Entomological Knowledge*, 42(4): 471–475 (in Chinese) [张小斌, 陈学新, 程家安. 2005. 为何海洋中的昆虫种类如此稀少? *昆虫知识*, 42(4): 471–475]
- Zhang XM, Xu HY, Yang NW, Wan FH. 2018. Field cage evaluation of the biocontrol effect of two aphelinid parasitoids on *Bemisia tabaci* Mediterranean (Hemiptera: Aleyrodidae). *Journal of Plant Protection*, 45(6): 1281–1288 (in Chinese) [张晓明, 徐海云, 杨念婉, 万方浩. 2018. 两种蚜小蜂对烟粉虱MED隐种的田间笼罩控效评价. *植物保护学报*, 45(6): 1281–1288]
- Zhang YB. 2014. Biological control potential of a naturally occurring predominant parasitoid of *Bemisia tabaci*, *Eretmocerus hayati* (Hymenoptera: Aphelinidae). PhD thesis. Chongqing: Southwest University (in Chinese) [张毅波. 2014. 烟粉虱优势寄生蜂海氏桨角蚜小蜂的生防潜力评估. 博士学位论文. 重庆: 西南大学]
- Zhou QS. 2014. Application of DNA barcoding studies in hymenopteran parasitoids (Insecta: Hymenoptera). Master thesis. Hefei: Anhui University (in Chinese) [周青松. 2014. DNA条形码在寄生蜂鉴定中(昆虫纲: 膜翅目)的应用研究. 硕士学位论文. 合肥: 安徽大学]
- Zhou ZH. 2018. Insects that are disappearing. *Ecological Economy*, 34(5): 6–9 (in Chinese) [周振宏. 2018. 正在消失的昆虫. *生态经济*, 34(5): 6–9]

(责任编辑:李美娟)