

基于线粒体 COI 基因的桔小实蝇种群遗传分化研究

王蒙^{1,4}, 徐浪^{2,3}, 张润杰¹, 章桂明^{2,3}, 余道坚^{2,3,*}

(1. 中山大学昆虫学研究所, 有害生物控制与利用国家重点实验室, 广州 510275; 2. 深圳出入境检验检疫局, 广东深圳 518045; 3. 深圳市外来有害生物检测研发重点实验室, 广东深圳 518010; 4. 深圳市兰科植物保护研究中心, 广东深圳 518114)

摘要:【目的】推测桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 在中国的扩散路径和新发生地区的入侵来源。【方法】本研究测序获得来自中国、泰国、日本、老挝、孟加拉国和美国等地 31 个种群的 192 头桔小实蝇个体的 COI 序列(1 496 bp, 占 COI 基因全长 97.3%), 并以软件 DnaSP 5.0, MEGA 6.0 和 Arlequin 3.5 等完成各种群的遗传多样性、种群间的遗传分化以及单倍型分析。【结果】所测 31 个桔小实蝇种群总体表现出较高水平的核苷酸多样性(0.00663)和高水平的单倍型多样性(0.98069)。以 F -统计法度量种群间遗传分化程度, 结果显示中国桔小实蝇地理种群间遗传分化较弱, 中国种群与泰国、日本、老挝、孟加拉国、美国种群间的遗传分化程度不同, 中国种群与美国种群及日本种群的遗传分化最大。而 Mantel 检验发现, 中国、泰国、日本、老挝、孟加拉国和美国种群间的遗传分化与空间距离有关($R=0.670$, $P<0.0001$), 中国种群间的遗传分化不是地理隔离所造成的($R=0.038$, $P=0.534$)。中国种群与泰国、日本、老挝、孟加拉国和美国种群间不存在共享单倍型。根据种群系统发育树, 可将中国原发生地区种群划分为西南、东南两大分支。中性检验和错配分析结果均表明桔小实蝇曾存在大规模的扩张。【结论】桔小实蝇以东南地区和西南地区为源头向中国内陆扩散, 其中广东、福建、广西和贵州种群为中国内陆种群较为有影响力的源头。根据遗传多样性、遗传分化、单倍型分析, 推测新发生地区桔小实蝇的来源, 例如安徽合肥桔小实蝇种群主要来源于福建长乐、广东珠海和上海。

关键词: 桔小实蝇; COI 基因; 种群遗传分化; 遗传结构; 单倍型; 遗传多样性; 种群扩张

中图分类号: Q963 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2014)12-1424-15

Population genetic differentiation analysis of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) based on mtDNA COI gene

WANG Meng^{1,4}, XU Lang^{2,3}, ZHANG Run-Jie¹, ZHANG Gui-Ming^{2,3}, YU Dao-Jian^{2,3,*} (1. State Key Laboratory for Biocontrol & Institute of Entomology, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, China; 2. Shenzhen Entry-Exit Inspection and Quarantine Bureau, Shenzhen, Guangdong 518045, China; 3. Shenzhen Key Laboratory of Inspection Research & Development of Alien Pests, Shenzhen, Guangdong 518010, China; 4. The Orchid Conservation & Research Center of Shenzhen, Shenzhen, Guangdong 518114, China)

Abstract: 【Aim】 This study aims to infer the invasion routes of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* Hendel in China and the invasion source of its recent introduction region. 【Methods】 mtDNA COI (1 496 bp, 97.3% of full length) of 192 individuals of 31 populations from China, Thailand, Japan, Laos, Bangladesh and USA was sequenced. The genetic diversity of each population and genetic differentiation between populations were analyzed by DnaSP 5.0, MEGA 6.0 and Arlequin 3.5, as well as haplotype analysis. 【Results】 High nucleotide diversity (0.00663) and haplotype diversity (0.98069) were detected overall from the 31 populations of *B. dorsalis*. Genetic differentiation between populations analyzed using F -statistics method revealed that lower genetic differentiation were detected between populations of China, different levels of genetic differentiation were detected between populations from China and populations from Thailand, Japan, Laos, Bangladesh and USA, and the highest genetic differentiation was detected between populations from China and populations from USA and Japan. Mantel test showed that genetic differentiation among 31 populations from China, Thailand, Japan, Laos, Bangladesh and USA bore a relation to spatial distance ($R=0.670$, $P<0.0001$), but spatial distance was

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2012BAK11B06); 质检总局科技计划项目(2012IK284)

作者简介: 王蒙, 女, 1990年6月生, 河南安阳人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生态与生物防治, E-mail: wangmeng65@126.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: yudj@szciq.gov.cn

收稿日期 Received: 2014-06-27; 接受日期 Accepted: 2014-10-19

not responsible for genetic differentiation among populations from China ($R = 0.038$, $P = 0.534$). There was no shared haplotype among populations from China, Thailand, Japan, Laos, Bangladesh and USA. The phylogenetic tree showed that original populations from China clustered into two groups, *i. e.*, the southwest group and the southeast group. Neutrality test and mismatch distribution analysis revealed that *B. dorsalis* populations had experienced a large-scale expansion. 【Conclusion】 It is inferred that there are two main invasion routes to inland China, one is from Southeast China and the other from Southwest China, and Guangdong, Fujian, Guangxi and Guizhou are the influential invasion sources. Based on the results of genetic diversity, genetic differentiation and haplotype network, it is inferred that the main sources of *B. dorsalis* introduced to Anhui (Hefei) are from Fujian (Changle), Guangdong (Zhuhai) and Shanghai.

Key words: *Bactrocera dorsalis*; COI gene; population genetic differentiation; genetic structure; haplotype; genetic diversity; population expansion

桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* Hendel, 又名东方果实蝇, 属双翅目 (Diptera), 实蝇科 (Tephritidae) (Hardy, 1969; 黄德聪和林奇力, 1984), 为害柑橘、芒果、桃、梨、橙、柚、香蕉和苹果等大范围种植的多种水果, 是热带和亚热带水果的主要害虫之一 (李红旭等, 2000; 梁帆等, 2008), 我国将包括桔小实蝇在内的果实蝇属 *Bactrocera* spp. 均列为进境植物检疫性有害生物 (中华人民共和国农业部, 2007)。

我国于 1911 年在台湾首次记录桔小实蝇 (李文蓉, 1988), 1934 年在海南发现其为害 (Wang, 1996; 吴仲真等, 2011), 20 世纪 50 年代后, 桔小实蝇在广东、云南、广西、福建以及贵州等地发生 (Wang, 1996; 林振基等, 1998; 夏忠敏, 1998; 刘建宏等, 2010)。1980 年, 四川攀枝花地区发现桔小实蝇分布 (张禹安和赵学谦, 1994), 其分布范围持续向北推进, 陆续在江西、湖北、浙江、上海、江苏、安徽和重庆等地区发现其为害 (周国梁等, 2006; 祁力言等, 2008; 赵琳等, 2008; 刘建宏等, 2010; 万宣伍等, 2010; 王永模等, 2011; 熊桂和等, 2011), 目前该虫的分布北界已达 $32^{\circ}2'N$ 的无锡 (祁力言等, 2008; 万宣伍, 2012)。

随着桔小实蝇分布范围的扩大和发生量的增大, 桔小实蝇造成的经济损失不断提高。在厦门, 桔小实蝇为害番橄榄、枇杷、人心果等, 其受害率在 80% 以上, 厦门岛南部部分瓜果甚至出现绝收现象 (张清源和林向阳, 1988; 林振基等, 1998)。在云南地区, 桔小实蝇的为害也十分严重, 水果的受害率曾可达 90% 以上 (张智英等, 1995; 李红旭等, 2000)。2005 年, 桔小实蝇对福建省造成的总经济损失约为 1.21 亿元 (宁昭玉, 2008)。2011 年, 桔小实蝇在广东省的发生面积达到 240 km^2 , 包括桔小实蝇在内的 3 种实蝇对广东造成的经济损失总值估计在 33.67 ~ 129.87 亿元 (马兴莉等, 2013)。在

江苏、上海、浙江等新发生地区, 桔小实蝇的发生面积不断扩大, 所造成的经济损失也不容忽视 (吴广超等, 2007; 祁力言等, 2008; 张敏荣等, 2008; 韩尧平和赵军, 2011)。此外, 桔小实蝇直接影响水果和蔬菜的国际贸易, 许多国家对我国桔小实蝇疫区的果蔬有严格的植物检疫准入要求 (李志红等, 2002; 黄素青和韩日畴, 2005; 宁昭玉, 2008)。因此, 分析桔小实蝇种群间的遗传进化关系, 推断新发生地区桔小实蝇的种群来源, 对该虫的防控工作具有重要意义。

线粒体基因因其母系遗传、几乎不发生重组、在细胞中拷贝数量高等特点, 成为种群间遗传分化研究的主要分子标记 (何恒果, 2008; Rollins *et al.*, 2011)。云南地区是目前桔小实蝇种群间遗传分化研究最多的地区 (施伟和叶辉, 2004; Shi *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2007; 施伟和叶辉, 2007; Shi *et al.*, 2010), 通过对一个地区的桔小实蝇种群间的遗传分化研究, 可判断该地区桔小实蝇的入侵来源, 为检疫和防控提供理论支持 (万宣伍等, 2010; 吴广超等, 2012)。当桔小实蝇种群间遗传分化研究扩大至全球范围时, 可对桔小实蝇的起源、扩散路径进行推测 (Aketarawong *et al.*, 2007; 李伟丰等, 2007; Wan *et al.*, 2011, 2012; Li *et al.*, 2012; Shi *et al.*, 2012)。Li 等 (2012) 以 COI 序列对 15 个桔小实蝇种群进行遗传分化分析, 结果显示桔小实蝇起源于东南亚。Shi 等 (2012) 对 29 个桔小实蝇地理种进行遗传分化研究, 结果显示桔小实蝇可能起源于东南亚的热带地区和中国的南部沿海地区。而 Wan 等 (2011, 2012) 的研究结果显示, 桔小实蝇可能起源于中国台湾, 并通过东南亚地区和中国东南沿海地区向中国大陆扩散。然而, 目前中国桔小实蝇地理种群遗传分化研究的取样范围较小, 且取样地点较为集中 (李伟丰等, 2007; Wan *et al.*, 2011,

2012; Li *et al.*, 2012; Shi *et al.*, 2012)。因此,本研究进一步扩大取样范围,测评全国现有分布记录的省级行政区的桔小实蝇种群遗传分化情况,较为全面地分析桔小实蝇在中国的扩散路径和新发生地区的入侵来源。

本研究系统收集了国内外桔小实蝇 31 个地理种群共 192 头成虫,通过 DNA 测序获得线粒体 COI 基因,对我国不同地理种群的桔小实蝇基因信息、遗传多样性和种群亲缘关系进行了研究,为防控我国桔小实蝇的持续扩散提供依据。

1 材料与方 法

1.1 供试实蝇

供试桔小实蝇共有 31 个种群 192 头成虫标本,样品来源包括我国现有分布记录的省级行政区、东南亚和美国夏威夷地区(表 1),其中中国 23 个种群,泰国 4 个种群,日本、老挝、孟加拉国和美国各 1 个种群。本研究根据历史记录,将我国的桔小实蝇种群初步划分为 2 类:原发生地区(台北、香港、澳门、万宁、深圳、珠海、河口、瑞丽、勐腊、东兴、长乐、贵阳和成都)种群和新截获或发生地区(合肥、苏州、富阳、上海、樟木、亚东、赣州、武汉、衡阳和武隆)种群。所有实蝇成虫标本均由深圳出入境检验检疫局动植物检验检疫技术中心收集和鉴定确认,均用无水酒精浸泡,于 -20°C 保存。

1.2 DNA 提取

桔小实蝇单头个体总 DNA 提取以及质量检测方法参照 Yu 等(2005)。DNA 样品保存于 -20°C 备用。

1.3 PCR 扩增及序列测定

线粒体 COI 基因(mtDNA COI)由 UEA7/UEA10(Lunt *et al.*, 1996)和 COIF/COIR(Tan, 2004)2 对引物进行 PCR 扩增,最后经拼接获得 COI 序列 1 496 bp,引物由华大基因合成。

PCR 反应体系为 25 μL ,包括 20 ~ 50 ng 模板 DNA,1 \times PCR buffer(不含 Mg^{2+}),2.5 mmol/L Mg^{2+} ,0.2 mmol/L dNTPs,1 U Taq 酶,上下游引物各 0.2 mmol/L,加去离子水至总体积为 25 μL 。2 对引物的 PCR 扩增反应条件为,引物 UEA7/UEA10: 94°C 预变性 4 min,然后运行 30 个循环(每个循环包括 95°C 变性 40 s, 48°C 退火 30 s, 72°C 延伸 1 min), 72°C 延伸 7 min。引物 COIR/COIF: 94°C 预变性 4 min,然后运行 35 个循环(每个循环包括 94°C 变性 40 s, 55°C 退火 1 min, 72°C 延伸 2

min), 72°C 延伸 15 min。PCR 产物于 1% 琼脂糖凝胶(加 EB)上检测,检测结果为阳性后委托华大基因进行测序,测序工作在 ABI 3730 测序仪上进行,所有序列均采用双向测序以保证序列的准确性。

1.4 数据分析

将两对引物扩增测序所得序列由 Seqman(DNAStar 软件包)进行剪切和拼接,人工重复校对 3 次,在软件 MEGA 6.0 中(Tamura *et al.*, 2013)进行序列比对。多态性位点数、简约信息位点数和自裔位点数由 MEGA 6.0 完成。桔小实蝇各种群内的变异位点数、核苷酸多样性、平均核苷酸差异、单倍型数量、单倍型多样性在 DnaSP 5.0 软件(Librado and Rozas, 2009)中计算。种群间遗传分化系数 F_{ST} 由软件 Arlequin 3.5(Excoffier and Lischer, 2010)计算。以 Excel 插件 XLSTAT(<http://www.xlstat.com/en/>)计算两方面内容: a) 遗传多样性指数与样本数量之间的 Pearson 相关系数; b) 完成 Mantel 检验,分析地理距离和遗传分化系数间的相关性。以软件 Migrate 3.6.4(Beerli and Felsenstein, 2001; Beerli, 2006)计算种群间迁移率,其参数设定为:以贝叶斯推理(BI)搜索策略运行 1 条长链,重复搜索 10 000 000 代 3 次,并舍弃 10 000 代老化样本(burn-in)。第一次运行的 Θ 及 M 的初始值由 F_{ST} 估计所得,以前一次运行的结果作为后一次的初始值,重复运行 Migrate 直至数据稳定。基于碱基转换和颠换的 Kimura 双参数模型,由 MEGA 6.0(Tamura *et al.*, 2013)计算各种群两两之间的遗传距离,由软件 Phylip 3.69(Felsenstein, 2005)基于遗传距离矩阵,以邻接法(NJ)构建种群系统发育树。由 DnaSP 5.0 软件(Librado and Rozas, 2009)进行中性和错配分布检验。以 DnaSP 5.0 软件(Librado and Rozas, 2009)对 COI 序列进行单倍型判定,即碱基排列完全相同的序列为同一单倍型。由 Network 软件(Bandelt *et al.*, 1999; Polzin and Daneshmand, 2003)构建单倍型网络图,对图进行调整和校对。清迈和冲绳种群因样本数量为 1,无法计算遗传多样性指数。

本研究应用 1 496 bp COI 序列研究桔小实蝇种群的遗传分化。目前,应用于桔小实蝇种群遗传分化研究的 COI 序列长度主要为 500 ~ 800 bp(唐侃, 2006; Wan *et al.*, 2011; Shi *et al.*, 2012),为评价 1 496 bp COI 序列在桔小实蝇种群遗传分化研究中的效用,根据 Wan 等(2012)研究中 COI 序列(JN643923),将本研究所获得 1 496 bp COI 序列进

表 1 桔小实蝇样本信息和线粒体 COI 基因序列号

Table 1 Sample information of *Bactrocera dorsalis* and GenBank accession number of mitochondrial COI genes

种群代码 Population code	采样地 Collecting locality	纬度 Latitude	经度 Longitude	样本数 Number of specimens	采样日期 Collecting date (year. month)	GenBank 登录号 GenBank accession number
DCHF	中国安徽合肥 Hefei, Anhui, China	117°13'E	31°49'N	5	2012.10	KF998619 – KF998623
DCJS	中国江苏苏州 Suzhou, Jiangsu, China	120°35'E	31°17'N	22	2012.10	KF998657 – KF998678
DCSH	中国上海 Shanghai, China	121°24'E	31°13'N	6	2012.9	KF998702 – KF998707
DCZJ	中国浙江富阳 Fuyang, Zhejiang, China	119°57'E	30°03'N	10	2012.10	KF998777 – KF998786
DCSC	中国四川成都 Chengdu, Sichuan, China	104°03'E	30°34'N	5	2012.9	KF998697 – KF998701
DCWH	中国湖北武汉 Wuhan, Hubei, China	114°17'E	30°35'N	5	2012.10	KF998740 – KF998744
DCCQ	中国重庆武隆 Wulong, Chongqing, China	106°32'E	29°33'N	5	2012.10	KF998597 – KF998601
DCZM	中国西藏樟木 Zhangmu, Tibet, China *	85°55'E	27°59'N	10	2013.9	KF998749 – KF998758
DCYD	中国西藏亚东 Yadong, Tibet, China *	88°53'E	27°28'N	4	2012.10	KF998745 – KF998748
DCHY	中国湖南衡阳 Hengyang, Hunan, China	112°33'E	26°53'N	16	2012.8	KF998640 – KF998655
DCGZ	中国贵州贵阳 Guiyang, Guizhou, China	106°37'E	26°38'N	5	2011.10	KF998614 – KF998618
DCFJ	中国福建长乐 Changle, Fujian, China	119°30'E	25°57'N	4	2012.8	KF998610 – KF998613
DCJX	中国江西赣州 Ganzhou, Jiangxi, China	114°55'E	25°49'N	5	2011.8	KF998679 – KF998683
DCTW	中国台湾台北 Taipei, Taiwan, China	121°33'E	25°05'N	5	2012.8	KF998735 – KF998739
DCYH	中国云南河口 Hekou, Yunnan, China	103°55'E	22°31'N	4	2012.10	KF998759 – KF998762
DCYM	中国云南勐腊 Mengla, Yunnan, China	101°33'E	21°27'N	5	2012.10	KF998763 – KF998767
DCYR	中国云南瑞丽 Ruili, Yunnan, China	97°50'E	24°01'N	5	2012.10	KF998768 – KF998772
DCSZ	中国广东深圳 Shenzhen, Guangdong, China	114°02'E	22°32'N	20	2012.9	KF998708 – KF998727
DCZH	中国广东珠海 Zhuhai, Guangdong, China	113°34'E	22°16'N	4	2011.11	KF998773 – KF998776
DCDX	中国广西东兴 Dongxing, Guangxi, China	107°57'E	21°32'N	8	2012.8	KF998602 – KF998609
DCHK	中国香港 Hong Kong, China	114°06'E	22°23'N	5	2012.9	KF998624 – KF998628
DCMC	中国澳门 Macau, China	113°32'E	22°11'N	9	2012.9	KF998684 – KF998692
DCHN	中国海南万宁 Wanning, Hainan, China	110°22'E	18°47'N	5	2013.8	KF998629 – KF998633
DLLN	老挝琅南塔 Luang Namtha, Laos **	101°09'E	20°55'N	4	2012.10	KF998693 – KF998696
DTCM	泰国清迈 Chiang Mai, Thailand **	98°59'E	18°47'N	1	2003.7	KF998728
DTSI	泰国四色菊府 Sisaket, Thailand **	104°18'E	15°07'N	2	2013.6	KF998733 – KF998734
DTPT	泰国巴吞他尼府 Pathum Thani, Thailand **	100°31'E	14°01'N	2	2013.6	KF998729 – KF998730
DTSA	泰国沙缴府 Sa Kaew, Thailand **	102°03'E	13°49'N	2	2013.6	KF998731 – KF998732
DBDI	孟加拉国朗布尔专区 Rangpur Division, Bangladesh **	88°37'E	25°37'N	5	2013.9	KF998589 – KF998593
DJNA	日本冲绳 Okinawa, Japan **	127°40'E	26°12'N	1	2004.7	KF998656
DUHA	美国夏威夷 Hawaii, USA **	157°52'W	21°18'N	6	2004.7	KF998634 – KF998639

* 口岸检疫截获标本 Specimens from port quarantine interception; ** 国内外同行赠送 Donated by domestic and foreign counterparts. 其余样品为实蝇监测捕获标本 The rest of samples were obtained by monitoring.

行剪切, 获取与之相应的短片段 COI 序列 (561 bp), 计算短片段 COI 序列的多态性位点数、简约信息位点数和自裔位点数等序列基本数据, 并计算单倍型数、核苷酸多样性、平均核苷酸差异数和单倍型多样性共 4 项遗传多样性指数。

2 结果

2.1 桔小实蝇线粒体 COI 基因的 PCR 扩增及序列变异分析

通过两对引物 UEA7/UEA10 和 COIR/COIF 对桔

小实蝇线粒体 COI 基因进行扩增, 经拼接校对, 最后获得 1 496 bp COI 序列, 占 COI 全长的 97.3%。192 条 COI 序列已全部提交到 GenBank, 序列号见表 1。

对 192 条 COI 基因 (1 496 bp) 序列进行分析, 发现自裔位点 83 个, 占该段 DNA 序列的 5.55%; 简约信息位点 110 个, 占该段 DNA 序列的 7.35%; 总多态性位点 193 个, 占该段 DNA 序列的 12.90%。其中含 2 个突变位点的自裔位点 80 个, 简约信息位点 105 个; 含 3 个突变位点的自裔位点 3 个, 简约信息位点 5 个, 自裔位点和简约信息位点均未发现 4 个突变位点。

2.2 桔小实蝇种群的遗传多样性

桔小实蝇各种群的变异位点数、单倍型数、核苷酸多样性、平均核苷酸差异数和单倍型多样性等 5 项遗传多样性指数见表 2。桔小实蝇 31 个种群总体表现出较高水平的核苷酸多样性(0.00663)和高水平的单倍型多样性(0.98069), 各种群的遗传多样性指数表现出一定的差异。另外, 各种群的样本数量与核苷酸多样性、平均核苷酸差异数、单倍型多样性的 Pearson 系数分别为 $-0.0578 (P = 0.7663)$, $-0.0579 (P = 0.7654)$ 和 $-0.0194 (P = 0.9205)$, 表明种群间的遗传多样性差异与样本数量无关。各种群的核苷酸多样性在 0.00089 ~ 0.01738, 平均核

苷酸差异数在 1.33333 ~ 26.00000 之间, 其中美国夏威夷种群核苷酸多样性和平均核苷酸差异数最低, 泰国沙缴府种群核苷酸多样性和平均核苷酸差异数最高; 单倍型多样性范围是 0.33333 ~ 1.00000, 夏威夷单倍型多样性最低, 为 0.33333, 其余种群单倍型多样性均较高, 其中 62.1% 的种群单倍型多样性为 1.00000。由表 2 可知, 夏威夷种群的遗传多样性较低, 泰国种群遗传多样性较高。中国部分新截获或发生地区种群遗传多样性高于原发生地区种群的遗传多样性, 如衡阳种群和亚东种群的核苷酸多样性和平均核苷酸差异数大于除东兴种群外的原发生地区种群。

表 2 桔小实蝇各种群遗传多样性指数和单倍型分布

Table 2 Genetic diversity index and haplotype distribution of *Bactrocera dorsalis* populations

种群 Population	H	S	Pi	K	Hd	单倍型分布(频率*) Haplotype distribution (frequency*)
DCCQ	5	17	0.00508	7.60000	1.00000	H4, H5, H6, H7, H8
DCDX	7	42	0.00869	13.00000	0.96429	H9, H10, H11, H12, H13, H14(2), H15
DCFJ	3	13	0.00479	7.16667	0.83333	H14(2), H16, H17
DCGZ	5	16	0.00455	6.80000	1.00000	H16, H18, H19, H20, H21
DCHF	5	23	0.00668	10.00000	1.00000	H14, H22, H23, H24, H25
DCHK	3	17	0.00535	8.00000	0.70000	H14(3), H26, H27
DCHN	5	17	0.00508	7.60000	1.00000	H28, H29, H30, H31, H32
DCHY	13	56	0.00730	10.91667	0.96667	H14(2), H17, H33, H34, H35, H36, H37, H38(3), H39, H40, H41, H42, H43
DCJS	14	50	0.00624	9.33333	0.93506	H14(4), H16, H24, H31, H44, H45, H46, H47, H48, H49, H50, H51, H52, H53
DCJX	3	11	0.00321	4.80000	0.70000	H14, H31(3), H54
DCMC	9	36	0.00661	9.88889	1.00000	H31, H55, H56, H57, H58, H59, H60, H61, H62
DCSC	5	23	0.00682	10.20000	1.00000	H63, H64, H65, H66, H67
DCSH	5	20	0.00579	8.66667	0.93333	H14, H24, H68, H69, H70(2)
DCSZ	14	54	0.00660	9.86842	0.93684	H14(5), H31(2), H71, H72, H73, H74, H75(2), H76, H77, H78, H79, H80, H81, H82
DCTW	4	22	0.00628	9.40000	0.90000	H17, H31(2), H83, H84
DCWH	5	17	0.00521	7.80000	1.00000	H14, H31, H85, H86, H87
DCYD	3	16	0.00713	10.66667	1.00000	H88, H89, H90
DCYH	4	20	0.00680	10.16667	1.00000	H91, H92, H93, H94
DCYM	5	22	0.00615	9.20000	1.00000	H95, H96, H97, H98, H99
DCYR	5	20	0.00602	9.00000	1.00000	H100, H101, H102, H103, H104
DCZH	4	14	0.00468	7.00000	1.00000	H72, H105, H106, H107
DCZJ	9	29	0.00532	7.95556	0.97778	H32(2), H55, H72, H108, H109, H110, H111, H112, H113
DCZM	10	24	0.00429	6.42222	1.00000	H7, H19, H104, H114, H115, H116, H117, H118, H119, H120
DBDI	3	14	0.00624	9.33333	1.00000	H1, H2, H3
DJNA	1	N/A	N/A	N/A	N/A	H121
DLLN	4	19	0.00657	9.83333	1.00000	H122, H123, H124, H125
DTCM	1	N/A	N/A	N/A	N/A	H126
DTPT	2	6	0.00401	6.00000	1.00000	H127, H128
DTSA	2	26	0.01738	26.00000	1.00000	H129, H130
DTSI	2	12	0.00802	12.00000	1.00000	H131, H132
DUHA	2	4	0.00089	1.33333	0.33333	H121(5), H133

S: 变异位点数 Number of variable sites; H: 单倍型数量 Number of unique haplotypes; Pi: 核苷酸多样性 Nucleotide diversity; K: 平均核苷酸差异数 Average number of nucleotide differences; Hd: 单倍型多样性 Haplotype diversity; * 单倍型频率默认为 1, 不具体标明 Default value of haplotype frequency is 1, which is not displayed in detail; N/A: 单一样本, 不适宜计算遗传多样性 One sample only, genetic diversity is not applicable.

2.3 桔小实蝇种群的遗传分化分析

采用固定指数法(或称 F_{ST} 统计)度量种群间的遗传分化程度(Chakraborty and Danker-hopfe, 1991), 当 $0.00 \leq F_{ST} < 0.05$ 时, 遗传分化程度很弱; $0.05 \leq F_{ST} < 0.15$ 时, 遗传分化程度为中等; $0.15 \leq F_{ST} \leq 0.25$ 时, 遗传分化程度较大; $F_{ST} > 0.25$ 时, 遗传分化程度很大(Rousset, 1997; 万宣伍, 2012)。31 个桔小实蝇种群间的遗传分化系数见表 3。中国桔小实蝇种群间遗传分化程度不同, 其中存在基因交流的占 42.69% ($F_{ST} \leq -0.00018$), 遗传分化程度很弱、中等和较大的分别占 41.11%, 15.42% 和 0.79% ($0.00000 \leq F_{ST} \leq 0.18632$); 孟加拉国种群与 15 个中国种群存在基因交流($F_{ST} \leq -0.00804$), 分别与 7 和 1 个中国种群存在很弱、中等程度的遗传分化($0.00231 \leq F_{ST} \leq 0.10654$); 老挝种群与 7 个中国种群存在基因交流($F_{ST} \leq -0.00498$), 分别与 9, 6 和 1 个中国种群存在很弱、中等和较大程度的遗传分化($0.01122 \leq F_{ST} \leq 0.20347$); 泰国种群与中国种群间的遗传分化程度不等, 其中种群间存在基因交流的占 11.96% ($F_{ST} \leq -0.01215$), 种群间的遗传分化程度为很弱、中等、较大和最大的分别占 11.96%, 36.96%, 27.17% 和 11.96% ($0.0066 \leq F_{ST} \leq 0.45455$); 日本冲绳种群与中国种群间存在很大程度遗传分化($0.28767 \leq F_{ST} \leq 0.69231$); 美国夏威夷种群与中国种群间存在很大程度遗传分化($0.54899 \leq F_{ST} \leq 0.81815$)。总体上, 中国种群与孟加拉国、老挝种群的遗传分化程度很弱, 与泰国种群间遗传分化程度中等或较大, 与日本、美国种群间遗传分化程度很大。中国种群间存在基因交流或遗传分化程度很弱, 其中中国原发生地区中, 珠海、东兴、长乐、贵阳种群与较多的新发生地区种群存在基因交流。

对种群 F_{ST} 值和空间距离两个矩阵间的 Mantel 检验, 结果显示: 全部种群的两个矩阵间存在显著的相关性($R = 0.670$, $P < 0.0001$), 中国种群的两个矩阵间不存在显著的相关性($R = 0.038$, $P = 0.534$)。表明中国、泰国、日本、老挝、孟加拉国和夏威夷种群间的遗传分化与空间距离有关, 中国种群间的遗传分化不是地理隔离所造成的。

2.4 桔小实蝇种群间的有效迁移率

当两种群间相互的有效迁移率的 95% 置信限不重合时, 即认为这两个种群间存在不对称迁移(万宣伍, 2012)。在 31 个种群间检测到 32 对不对称迁移率, 结果如表 4 所示。中国与泰国、老挝、日

本冲绳、美国夏威夷种群间存在不对称迁移, 中国原发生地区与新发生地区种群间存在不对称迁移。

2.5 桔小实蝇种群的单倍型分析

192 条桔小实蝇 COI 序列共鉴定出单倍型 133 个, 各种群单倍型的组成见表 2。其中共享单倍型 16 个, 其余 117 个(87.97%) 为单个种群所特有。除美国夏威夷种群外, 独享单倍型所占的比率以及分布频率均较高, 表明这些地理种群之间已呈现出一定程度的遗传分化。中国种群与东南亚、美国夏威夷种群间不存在共享单倍型。

单倍型网络图(图 1) 总体呈现星状分布图, 说明桔小实蝇经历过种群扩张过程。低频率单倍型分布在单倍型网络的外围, 经过一步或几步突变与高频率单倍型相连。与中国原发生地区种群相比, 中国新发生地区种群位于单倍型网络的外围。单倍型 H1, H2 和 H3 为孟加拉国朗布尔专区种群特有单倍型, 其中 H3 经两步突变由 H7(武隆和樟木) 衍生; 泰国巴吞他尼府种群特有单倍型 H128 衍生于单倍型 H19(贵阳和樟木), 除单倍型 H128 外, 泰国、老挝、日本种群与中国种群无衍生关系。

2.6 桔小实蝇种群系统发育分析

种群系统发育树(图 2) 显示: 孟加拉国朗布尔专区种群自成 1 支, 其他种群可分为 2 支。东兴、澳门、香港、万宁、成都、勐腊、瑞丽、老挝琅南塔、泰国巴吞他尼府以及泰国四色菊府等聚为分支 1 (clade 1), 长乐、深圳、珠海、赣州、台北和河口等聚在分支 2 (clade 2), 新近发生地区种群在 2 个分支中均有分布。老挝、美国、泰国和日本种群均位于分支 1。

根据种群系统发育树, 可将中国原发生地区种群划分为两大分支: (1) 西南分支: 东兴、贵阳、澳门、香港、万宁、成都、勐腊和瑞丽种群; (2) 东南分支: 台北、深圳、珠海、长乐和河口种群。

2.7 桔小实蝇种群的错配分析

31 个桔小实蝇种群作为 1 个整体进行中性和错配分布分析, 结果显示 Tajima's D 为 -2.26055 , 为极显著性负值($P < 0.01$); $Fu's F_s$ 为 -169.055 , 达到显著性水平($P < 0.02$)。错配分析结果(图 3) 显示为单峰结构。中性检验和错配分析结果均证明桔小实蝇曾存在大规模的扩张。

为探究桔小实蝇在中国的种群动态, 以 23 个中国桔小实蝇种群为分析对象, 进行中性和错配分布分析。结果显示为: Tajima's D 为 -2.30391 , 为极显著性负值($P < 0.01$); $Fu's F_s$ 为

表 3 桔小实蝇 31 个地理种群间遗传分化系数 F_{ST}
Table 3 F_{ST} values between 31 populations of *Bactrocera dorsalis*

种群 Population	DBDI	DCCQ	DCDX	DCFJ	DCGZ	DCHF	DCHK	DCHN	DCHY	DJNA	DCJS	DCJX	DCMC	DLLN	DCSC	DCSH
DBDI	-0.00804															
DCCQ	-0.11510	-0.03965														
DCDX	-0.02882	-0.02005	-0.08271													
DCFJ	-0.01815	-0.05882	-0.01932	-0.00330												
DCGZ	-0.05600	0	-0.02344	-0.13051	0											
DCHF	0.00437	0.13333	-0.03754	-0.10996	0.12322	0										
DCHK	0.03175	-0.01604	0.00712	0.04561	-0.07784	-0.00457	0.14474									
DCHN	-0.04652	0.02403	0.00939	-0.06194	-0.00815	-0.05662	0.00776	0.00016								
DCHY	0.41667	0.53659	0.28767	0.55897	0.55263	0.40476	0.52941	0.53086	0.35309							
DJNA	-0.01987	-0.01700	-0.01107	-0.05603	-0.01418	0.02859	0.03915	0.03050*	0.03296	0.43590						
DCJS	0.10654	0.06627	0.02097	0.05437	0.12651	0.06566	0.11602	0.08284	0.04692	0.69231	0.02732					
DCJX	0.01000	-0.02613	0.03047	0.04239	-0.06460	0.04437**	0.13747	-0.07728	0.04894	0.38194	0.04414*	0.01199				
DCMC	-0.00260	0.01122	-0.01128	0.04225	-0.03581	-0.00725	0.13624	-0.01217	0.02434	0.44601	0.04763	0.20347	0.04781			
DLLN	-0.05321	0.04915	-0.04033	0.00891	0.05134	0.02885	0.04008	0.06904	0.09941	0.39286	0.01729	0.08981	0.05202	0.09243		
DCSC	-0.04494	-0.05400	-0.04817	-0.03012	0.02067	0.00977	0.06560	0.05173	0.02567	0.45833	-0.00292	0.05380	0.03055	0.05743	0.02044	
DCSH	-0.02402	-0.00018	0.00351	-0.07345	-0.01350	-0.02210	0.01339	0.00819	0.01477*	0.40730	0.01888	0.00212	0.02681	0.03855	0.03703	0.01125
DTCM	0	0.17391	-0.13043	0.07527	0.10526	-0.13636	0.06977	0.07317	-0.11966	1.00000	0.07508	0.45455	0.05319	-0.19192	0.08929	0.10345
DTPT	0.16541	0.04110	0.01209	0.22399	0.08991	0.10506	0.29889	0.06571	0.08802	0.62500	0.10186	0.34169	-0.03732	0.09984	0.17197	0.05532*
DTSA	0.03365	0.22697*	0.13931	0.22051	0.23431	0.18919*	0.27681*	0.25750*	0.21431	-0.62500**	0.25865	0.35686*	0.22677	0.14533	0.17039	0.22581
DTSI	-0.00364	0.06526	-0.01666	0.09916	0.01705	0.05109	0.17910	0.04418	0.05736	0.29412	0.07667	0.25144	0.00660	0.01630	0.07238	0.09619
DCTW	-0.04906	0.03409	-0.01276	-0.09000	0.07110	-0.10227	0.01584	0.04709	-0.01734	0.44048	0.01839	-0.06928	0.04148	0.05386	-0.00410	0.00519
DCWH	0.00231	0.00259	-0.03375	-0.11088	0.01351	-0.01598	-0.01804	0.04703	0.01119	0.51852	-0.01512	-0.04305	0.01541	0.11179	0.03433	0.00208
DCYD	-0.12500	-0.09687	-0.11328	-0.08325	-0.09463	-0.08661	0.01559	-0.05225	-0.06246	0.33333	-0.05370	0.09667	-0.01093	-0.08444	-0.06848	-0.06789
DCZM	0.00847	-0.02534	-0.00391	0.03870	-0.03988	0.04343*	0.13454	-0.01309	0.03454	0.57469	0.02044*	0.11392	0.01204	0.05204	0.05156	0.02287
DCYH	-0.07763	0.03761	-0.02884	-0.01961	0.03090	-0.04444	0.04580	0.02685	-0.01981	0.39303	0.02559	0.09207	0.05966	0.01235	0.01601	0.03354
DCYM	-0.06813	0.04545	-0.00916	0.00103	0	-0.05263	0.04444	0.00474	-0.03127	0.45238	0.05402*	0.15049	0.06256	-0.03821	0.04528	0.03712
DCYR	0.03454	0.01190	-0.00336	0.01372	-0.02865	0.01860	0.11088	-0.01220	0.04889	0.46429	0.03745	0.18632	0.04232	0.00607	0.07692	0.08061
DCZH	-0.09931	-0.04514	-0.11582	-0.06918	-0.04465	-0.05903	0.02214	-0.04514	-0.04809	0.51724	-0.03992	0.05943	-0.03762	-0.00498	-0.02216	-0.04254
DCZJ	0.01570	-0.01513	0.00870	0.02816	-0.01604	0.03727*	0.14068	-0.01513	0.04269	0.52075	0.03095	-0.01566	-0.02043	0.04620	0.06114	0.03687
DUHA	0.76299*	0.74838**	0.57538**	0.78056**	0.75348**	0.68787**	0.74658**	0.74527**	0.54899**	-1.00000	0.58452**	0.81815**	0.61333**	0.73669**	0.68491**	0.69388**

续表 3 Table 3 continued

种群 Population	DCSZ	DTCM	DTPT	DTSA	DTSI	DCTW	DCWH	DCYD	DCZM	DCYH	DCYM	DCYR	DCZH	DCZJ	DUHA
DBDI															
DCCQ	-0.01215														
DCDX	0.07654	0.40000													
DCFJ	0.26642	-0.44444	0.11111												
DCCZ	0.05846	-0.20000	0.10000	-0.02703											
DCHF	-0.01041	0.06000	0.17798	0.19534	0.08891										
DCHK	-0.03777	0.17021	0.17480	0.24816	0.09014	-0.03865									
DCHN	-0.04546	-0.14286	0.08209*	0.04270	-0.04895	-0.03529	-0.01669								
DCHY	0.01908	0.22624	0.14660	0.35419	0.10467	0.08586	0.04506	-0.03913							
DJNA	0.00638	-0.09910	0.19890	0.11805	0.04090	-0.03307	0.03654	-0.12376	0.08229						
DCJS	0.01847	-0.21053	0.19123	0.17281	0.04910	0.00641	0.07205	-0.08422	0.03940	-0.02186					
DCJX	0.02877	-0.07143	0.12134	0.22306	0.02439*	0.10156	0.06667	-0.07143	-0.00171	0.04040	0.01940				
DCMC	-0.09334	0.12500	0.16602	0.17363	0.03297	-0.02055	-0.04525	-0.15718	-0.06732	-0.07292	-0.03288	-0.04587			
DLLN	0.00947	0.15366	0.11335	0.30046	0.04697	0.00474	0.00925	-0.02005	0.00293	0.03060	0.05112	0.06108	-0.07009		
DCSC	0.57128**	0.92593	0.86541*	0.57267*	0.80374*	0.70550**	0.74178**	0.73529**	0.71061**	0.71369**	0.70863**	0.71526**	0.75828**	0.68193**	
DCSH															
DCSZ															

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

表 4 桔小实蝇 31 个地理种群间有效迁移率
Table 4 Estimation of effective immigration rates between 31 populations of *Bactrocera dorsalis*

种群 Population	DBDI	DCCQ	DCDX	DCFJ	DCGZ	DCHF	DCHK	DCHN	DUHA	DCHY	DJNA	DCJS	DCJX	DCMC	DLLN	DCSC
DBDI	426.29	540.06	517.12	405.32	421.43	548.81	520.73	417.66	605.79	503.90	533.79	437.56	526.86	492.07	515.50	
DCCQ	466.38	280.80	452.85	371.27	472.10	443.96	499.09	507.84	506.75	423.34	458.64	466.30	584.35	402.03	513.13	
DCDX	442.11	466.59	452.13	444.57	447.49	467.98	479.97	487.00	586.96	419.45	509.12	468.49	572.22	479.63	391.36	
DCFJ	521.73	441.50	430.85	433.03	490.07	515.50	428.22	552.26	553.35	372.43	469.27	504.46	523.44	505.37	368.24	
DCGZ	464.48	457.50	430.34	542.82	529.01	607.82	432.95	589.49	538.65	466.95	486.55	483.97	461.01	495.76	426.13	
DCHF	573.40	556.59	514.15	432.49	406.36	570.25	491.28	524.19	342.05	508.37	476.28	475.82	554.21	480.41	383.56	
DCHK	587.91	561.33	546.07	420.69	443.64	567.87	567.41	567.01	595.86	468.51	542.98	504.98	540.16	495.07	537.36	
DCHN	478.37	438.42	383.27	487.54	601.91	516.62	486.49	579.73	445.71	428.52	449.00	491.03	390.48	510.99	467.74	
DUHA	407.72	434.03	436.63	443.79	517.11	437.05	464.91	387.85	436.00	537.38	435.27	461.26	419.47	357.01	495.70	
DCHY	483.54	578.02	552.75	443.86	430.11	333.96	466.82	547.03	624.20	424.49	423.60	536.72	551.91	385.03	556.08	
DJNA	364.51	393.72	471.91	472.94	552.83	516.51	416.14	522.56	393.44	511.69	394.72	549.16	507.19	417.50	470.44	
DCJS	432.88	586.56	636.36	560.04	554.91	534.49	365.29	415.02	313.46	478.90	472.09	504.27	509.22	490.88	540.68	
DCJX	453.74	340.52	481.28	493.73	484.74	464.01	446.48	458.14	516.99	628.91	500.22	544.28	549.60	481.52	523.78	
DCMC	524.11	628.82	542.45	494.35	563.07	552.25	540.30	541.84	415.49	428.91	500.22	544.28	549.60	491.13	469.36	
DLLN	458.79	418.73	474.89	511.12	432.04	524.08	507.22	495.94	396.24	528.32	441.62	610.62	518.64	590.26	538.05	
DCSC	511.10	562.04	459.78	510.46	539.36	393.18	554.16	487.50	548.46	465.59	441.32	477.92	410.71	587.02	551.46	
DCSH	494.58	485.56	539.49	518.52	473.80	414.44	488.52	523.00	365.33	489.31	490.36	490.02	358.01	587.02	551.46	
DCSZ	471.32	527.57	423.37	506.68	483.66	435.75	463.89	505.30	630.97	547.28	429.57	609.50	481.03	459.52	514.68	
DTCM	504.39	480.78	432.18	497.51	440.85	443.41	506.31	414.78	561.54	458.46	488.90	495.41	460.05	515.47	475.35	
DTPY	459.80	460.31	583.32	446.41	426.55	438.17	400.92	390.78	468.24	419.62	453.89	352.13	508.09	371.04	609.82	
D TSA	450.74	525.27	442.75	503.86	419.44	575.03	422.27	446.77	539.01	462.78	426.35	513.41	548.69	484.04	576.75	
D TSI	519.94	544.14	502.37	446.83	417.00	456.07	441.74	505.17	468.32	426.02	471.52	532.54	490.03	444.71	406.43	
DCTW	450.58	469.59	414.79	615.26	534.37	517.31	331.49	576.05	450.89	425.21	513.32	540.50	558.81	435.99	496.62	
DCWH	404.78	543.68	593.36	577.56	566.54	661.53	483.57	523.87	428.62	498.53	605.15	472.55	558.78	461.49	407.03	
DCYD	550.38	450.09	522.56	488.45	491.90	546.80	486.32	464.83	497.61	509.81	628.16	487.73	481.70	350.24	563.70	
DCZM	541.58	450.09	563.45	428.97	600.85	536.05	439.62	531.12	525.74	564.20	539.66	405.03	429.75	485.53	421.09	
DCYH	488.00	530.80	583.24	336.53	455.23	557.98	476.56	535.29	554.31	498.63	503.84	529.99	444.36	381.94	392.47	
DCYM	525.40	456.47	451.86	369.49	637.24	471.85	487.79	526.48	491.03	564.18	430.34	524.61	515.06	532.23	503.56	
DCYR	520.17	441.87	481.52	407.39	446.73	583.23	341.74	519.06	518.47	537.90	532.27	434.35	457.13	513.07	608.67	
DCZH	473.59	441.87	481.52	407.39	446.73	583.23	341.74	519.06	518.47	537.90	532.27	434.35	457.13	513.07	608.67	
DCZJ	421.87	441.92	429.23	468.14	439.52	439.59	454.37	522.14	586.07	563.35	461.57	476.58	390.07	456.82	415.35	

续表 4 Table 4 continued

种群 Population	DCSH	DCSZ	DTCM	DTPT	DTSA	DTSI	DCTW	DCWH	DCYD	DCZM	DCYH	DCYM	DCYR	DCZH	DCZJ
DBDI	494.33	579.55	520.65	542.62	534.67	497.29	516.92	522.00	397.16	513.37	507.62	406.11	548.66	409.29	309.11
DCCQ	438.03	503.28	442.48	429.73	440.37	621.53	563.67	540.42	512.32	435.43	418.11	439.26	495.47	361.34	447.54
DCDX	548.33	584.24	461.95	470.81	529.69	457.21	471.36	538.37	538.77	623.87	372.14	330.68	529.14	591.91	467.09
DCFJ	519.43	476.62	554.27	489.78	602.28	506.75	550.65	472.53	510.53	472.47	421.36	455.69	522.95	595.85	448.91
DCGZ	430.05	458.43	462.58	535.49	547.22	472.16	569.90	429.50	490.64	505.18	536.90	423.53	487.85	453.23	466.86
DCHF	379.12	484.19	511.13	426.91	497.10	470.73	427.66	439.45	545.66	366.25	519.07	563.49	596.62	556.16	548.96
DCHK	467.35	454.47	528.63	414.21	464.71	519.34	476.09	366.26	509.91	376.49	439.19	454.95	444.93	503.58	474.27
DCHN	455.32	444.30	486.48	355.80	492.31	479.96	394.52	546.87	457.36	472.60	431.19	588.46	568.51	512.31	424.87
DUHA	380.56	503.16	434.14	441.04	501.53	474.53	526.74	414.84	432.79	451.09	523.64	402.48	439.09	455.99	430.59
DCHY	435.16	407.17	417.66	542.30	365.21	577.38	435.68	357.24	619.52	470.21	553.42	539.42	508.62	554.05	403.50
DJNA	538.93	496.49	505.53	552.40	371.32	592.00	425.45	440.76	551.96	454.96	495.43	456.17	533.51	485.35	465.67
DCJS	490.13	557.12	534.81	416.31	477.60	432.89	436.97	475.50	489.77	492.40	412.88	494.10	491.30	424.43	514.05
DCJX	492.14	510.97	460.74	419.87	471.00	384.70	520.69	573.86	506.71	533.37	502.05	516.20	387.83	435.22	491.76
DCMC	484.44	609.26	413.05	468.53	526.99	524.61	430.90	426.88	435.81	501.90	590.40	450.33	478.35	428.13	506.90
DLEN	612.91	375.00	445.76	570.62	519.88	470.27	533.27	561.71	590.40	514.64	485.31	480.92	468.06	432.53	556.30
DCSC	491.22	419.91	466.48	556.92	460.24	654.17	445.70	536.06	510.11	372.07	528.16	450.69	440.03	523.44	430.14
DCSH	545.75	535.81	474.68	395.59	507.52	436.44	453.21	497.02	518.60	447.50	484.59	466.28	476.17	332.43	521.10
DCSY	430.94	620.02	496.45	564.09	477.60	468.74	514.26	431.58	413.60	499.85	462.22	478.27	518.85	372.55	495.89
DTCM	482.86	523.47	486.35	417.01	465.84	556.52	475.51	559.77	305.09	454.56	414.94	473.54	426.13	419.22	464.97
DTPT	427.87	529.81	566.33	510.60	581.45	505.72	547.66	486.98	503.07	513.92	454.27	541.72	389.27	435.96	552.05
DTSA	444.58	470.22	446.29	544.35	603.48	509.42	426.58	440.66	404.38	470.22	524.41	500.94	337.03	550.57	534.41
DTSI	485.74	491.29	448.51	479.94	626.53	384.90	505.24	448.24	595.98	476.17	546.50	475.36	495.15	608.49	421.88
DCTW	389.01	595.43	549.15	439.46	401.91	430.77	439.26	589.37	369.63	567.30	535.93	543.23	454.67	423.16	547.07
DCWH	474.09	645.04	525.74	520.70	440.59	512.61	456.51	397.89	426.04	485.97	562.25	406.42	430.83	568.27	404.86
DCYD	375.23	488.03	422.46	458.88	378.17	485.34	501.67	485.99	518.55	497.77	489.17	401.96	563.97	409.38	396.79
DCZM	511.75	441.51	416.19	478.00	532.05	473.41	390.53	407.79	540.87	433.85	415.24	480.10	363.78	417.23	527.34
DCYH	503.53	448.68	418.34	527.79	480.01	486.53	475.78	460.34	445.52	568.06	420.91	398.33	485.86	391.69	467.00
DCYM	563.52	538.08	394.99	579.74	533.78	581.17	525.52	420.56	562.02	595.25	529.89	456.85	507.06	507.76	570.47
DCYR	481.31	431.31	485.80	568.15	615.74	399.26	502.26	521.96	468.70	567.80	525.08	302.59	400.29	465.18	441.43
DCZH	532.20	524.75	536.17	453.30	512.60	534.63	516.32	320.55	497.80	428.47	425.88	443.92	477.78	426.59	591.15

横排为种群迁入迁移率, 纵排为种群迁出迁移率; 加黑数字表示不对称迁移率。The source region is indicated in columns, and the target region in rows. The numbers in bold indicate the asymmetric immigration rate.

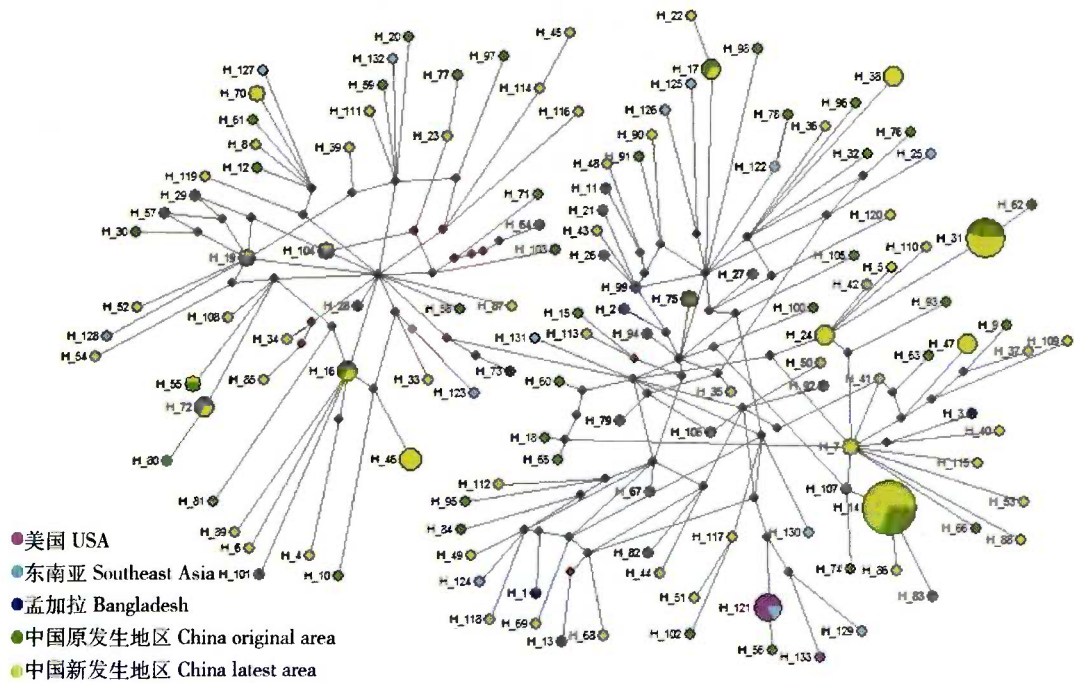


图 1 31 个桔小实蝇地理种群单倍型网络图

Fig. 1 Haplotype networks of 31 populations of *Bactrocera dorsalis*. 圆面积与单倍型频率成正比。Circular area is proportional to the haplotype frequency.

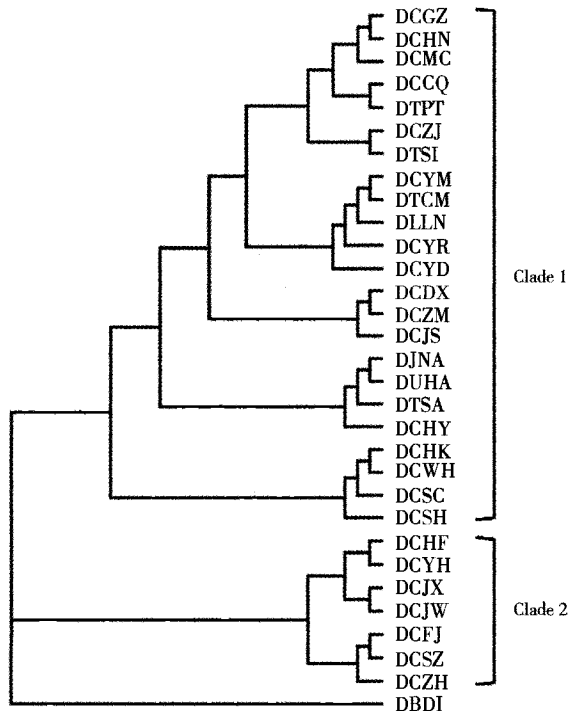


图 2 31 个桔小实蝇地理种群系统发育树
Fig. 2 Phylogenetic tree of 31 populations of *Bactrocera dorsalis*

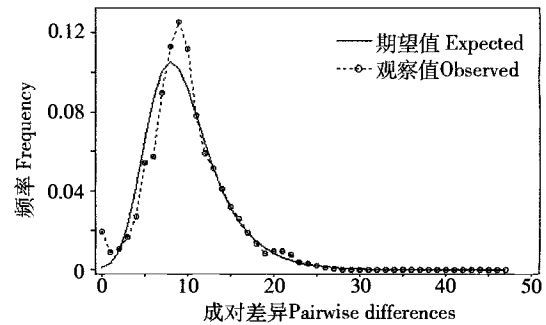


图 3 31 个桔小实蝇地理种群错配分析
Fig. 3 Mismatch distribution analysis of 31 populations of *Bactrocera dorsalis*

析结果均表明桔小实蝇在中国地区曾经存在大规模扩张。

2.8 桔小实蝇短片 COI 序列变异分析和遗传多样性

192 条 COI 序列 (561 bp) 共计算出多态性位点 78 个, 占该段 DNA 序列的 13. 90%。其中自裔位点 33 个, 占该段 DNA 序列的 5. 88% ; 简约信息位点 45 个, 占该段 DNA 序列的 8. 02%。共鉴别出单倍型 109 个, 单倍型多样性为 0. 97666, 核苷酸多样性为 0. 00929, 平均核苷酸差异数为 5. 21259。

-164. 545, 达到显著性水平 ($P < 0. 02$)。错配分析结果 (图 4) 显示为单峰结构。中性检验和错配分

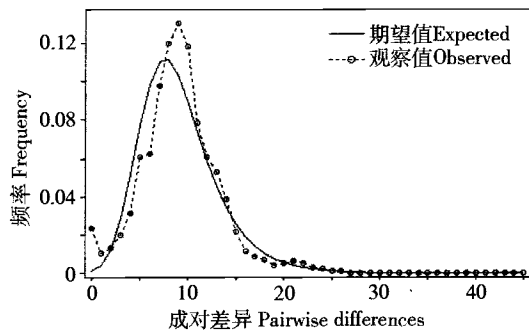


图 4 23 个中国桔小实蝇种群错配分析

Fig. 4 Mismatch distribution analysis of 23 populations of *Bactrocera dorsalis* from China

3 讨论

3.1 COI 基因(1 496 bp)在种群遗传分化中的效用

将本研究获得的 192 条 1 496 bp COI 序列均剪切为 561 bp COI 序列, 对比二者间的多态性位点, 结果显示: 1 496 bp COI 序列的多态性位点, 特别是简约信息位点较 561 bp COI 序列多, 因而 1 496 bp COI 序列能够为种群遗传分化分析提供更多的信息位点。对比二者间的遗传多样性指数, 结果显示: 1 496 bp COI 序列除核苷酸多样性外, 单倍型数、单倍型多样性和平均核苷酸差异数均高于 561 bp COI 序列。561 bp COI 序列的核苷酸多样性 (0.00929) 高于 1 496 bp COI 序列的核苷酸多样性 (0.00663), 是由于 561 bp COI 序列的总多态性位点占该段 DNA 序列的比例 (13.90%) 大于 1 496 bp COI 序列的总多态性位点占相应 DNA 序列的比例 (12.90%)。1 496 bp COI 序列的单倍型数和单倍型多样性均高于 561 bp COI 序列, 说明单倍型的鉴别因多态性位点的增加而更为细化, 进而使种群间单倍型分析更为精确。综合分析序列多态性位点和遗传多态性, 表明 COI 基因(1 496 bp)能够为种群分化研究提供更多的遗传信息。

3.2 中国桔小实蝇的扩散路径

23 个中国桔小实蝇种群的中性检验和错配分布分析均表明: 桔小实蝇在我国曾经存在大规模扩张, 而且中国原发生地区种群与新发生地区种群间存在基因交流或遗传分化程度很弱(表 3)。另外, 单倍型分析显示台北、香港、澳门、万宁、深圳、珠海、瑞丽、东兴、长乐和贵阳等 10 个中国原发生地区种群与新发生地区种群间存在共享单倍型, 新发生地区的种群与这 10 个原发生地区种群联系密切。并

且在种群系统发育分析中, 原发生地区种群分为两大分支, 东南分支和西南分支。通过本研究的结果分析, 推断我国的桔小实蝇以东南地区和西南地区为源头向内陆扩散, 本研究结果与李伟丰等(2007)和万宣伍(2012)的研究结果一致。

云南推测为中国桔小实蝇的最早入侵地(李伟丰等, 2007; 李云龙等, 2009; 吴仲真等, 2011; 万宣伍, 2012)。本研究中, 云南种群(瑞丽和勐腊)的遗传多样性低于老挝和泰国种群(沙缴府和四色菊府), 而且云南种群与老挝、泰国种群间存在基因交流或遗传分化较弱, 此外, 从老挝、泰国种群到云南种群的迁移率高于从云南种群到老挝、泰国种群的迁移率。在种群系统发育树中(图 2), 勐腊、瑞丽与老挝和泰国种群属同一个分支。本研究检测从东兴、珠海种群到云南种群的迁移率高于云南种群到东兴、珠海种群的迁移率, 表明云南可能受老挝、泰国等东南亚地区和中国沿海地区的入侵。另有研究表明, 云南受到缅甸、老挝、泰国、柬埔寨等东南亚地区和中国南海地区的多源入侵(Shi *et al.*, 2012), 本研究结果与其一致。另外, 云南种群与中国桔小实蝇种群间存在程度不等的遗传分化(表 3)。而且, 除共享单倍型 H104(瑞丽和樟木), 云南种群的单倍型均为种群特有单倍型。吴仲真等(2011)研究中国及东南亚地区 30 个桔小实蝇种群的遗传分化时, 虽然提出云南是中国最早的入侵地, 但是同时也推测广西为又一较早的入侵地。因此, 我们推测, 云南不是中国桔小实蝇的近期来源。

珠海、东兴、长乐和贵阳种群与较多的新发生地区种群存在基因交流。在种群系统发育树中, 贵阳和东兴种群属于西南分支, 珠海和长乐种群属于东南分支。此外, 从珠海种群到长乐、东兴种群的迁移率高于从长乐、东兴种群到珠海的迁移率, 从珠海、长乐种群到贵阳种群的迁移率高于贵阳种群到珠海、长乐种群的迁移率, 由此推测, 桔小实蝇入侵到珠海、长乐等东南地区, 向东兴、贵阳等西南地区扩散, 并以东南地区和西南地区为源头向中国内陆扩散, 其中珠海、长乐、东兴和贵阳种群为中国内陆种群的较为有影响力的源头。桔小实蝇新发生区来源结果, 对水果和蔬菜的调运和检疫进而防控桔小实蝇的传播、扩散有重要的意义。

3.3 新发生地区桔小实蝇的入侵来源

中国新发生地区种群与原发生地区种群间存在基因交流或遗传分化程度较弱(表 3)。另外, 在种

群系统发育树中(图 2), 桔小实蝇新发生地区种群在东南、西南两大分支中均有分布。因此, 新发生地区种群来源于东南地区和西南地区种群。但是, 合肥、亚东等种群的遗传多样性高于东南亚种群和东南沿海种群(表 2), 因此, 桔小实蝇新发生区可能遇到多个种群的多次入侵(万宣伍, 2012)。本研究依据种群遗传分化研究结果, 可推测新发生地区的桔小实蝇来源。以合肥种群为例: 该种群核苷酸多样性较云南、广东以及台湾等原发生地区高(表 3), 表明合肥种群可能有多个来源。合肥种群单倍型包括 H14, H22 和 H24 等单倍型, 其中 H14(东兴、长乐、香港、衡阳、苏州、赣州、上海、深圳和武汉)和 H24(苏州和上海)两个单倍型均被苏州和上海共享。但是, 合肥种群与上海种群的遗传分化系数(0.00977)小于与苏州种群的遗传分化系数(0.02859), 因此, 推测安徽合肥种群的来源之一是上海。单倍型网络中, 单倍型 H22 和 H14 分别衍生于 H17(长乐和台北)和 H107(珠海)。合肥种群与长乐种群的遗传分化系数(-0.13051)较与台北种群的遗传分化系数(-0.09000)小, 因而单倍型 H22 衍生于长乐的机率较大。可以推测, 合肥桔小实蝇来源于长乐、珠海和上海。同样, 可推测樟木桔小实蝇种群主要来源于武隆、贵阳和瑞丽; 武汉桔小实蝇种群主要来源于长乐、珠海和合肥。昆明、上海和重庆地区的桔小实蝇种群均来源于多个种群(Shi *et al.*, 2005; 万宣伍等, 2010; 吴广超等, 2012), 与本文合肥种群、樟木种群和武汉种群具有多个来源的推测结果相似。

本研究以 COI 长序列对桔小实蝇种群进行遗传分化研究, 发现广东、福建、广西和贵州种群为中国内陆种群较为有影响力的源头; 并根据遗传多样性、遗传分化、单倍型分析, 推测新发生地区桔小实蝇的来源, 例如合肥种群主要来源于长乐、珠海和上海, 但本研究结果表明桔小实蝇地理种群间的遗传分化程度较弱。在遗传分化程度弱时, 需要更多的样本量或基因来保证分析的可靠性(Kalinowski, 2005)。因此, 下一步研究还需增加不同地理种群的样本量或基因数目, 桔小实蝇种群遗传结构分析结果才会更可靠。

致谢 香港渔农自然护理署刘绍基, 深圳市仙湖植物园董慧, 中国农业大学姜帆, 中国检验检疫系统朱金国、叶军、徐卫、吴志毅、刘忠善、高渊、黄振、黄丽莉、李云飞、陈雷、王涛、李世森、高斗升和王振华等帮助收集桔小实蝇标本; 意大利 Sinea 大学 Nardi

Francesco 博士帮助分析部分数据; 中国农业大学李志红教授审阅文稿并提出宝贵的修改意见。在此一并表示感谢。

参考文献 (References)

- Aketarawong N, Bonizzoni M, Thanaphum S, Gomulski LM, Gasperi G, Malacrida AR, Gugliemino CR, 2007. Inferences on the population structure and colonization process of the invasive oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Molecular Ecology*, 16(17): 3522–3532.
- Bandelt H, Forster P, Röhl A, 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16(1): 37–48.
- Beerli P, 2006. Comparison of Bayesian and maximum-likelihood inference of population genetic parameters. *Bioinformatics*, 22(3): 341–345.
- Beerli P, Felsenstein J. 2001. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in *n* subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(8): 4563–4568.
- Chakraborty R, Danker-hopfe H, 1991. Analysis of population structure: a comparative study of different estimators of Wright's fixation indices. In: Rao CR, Chakraborty R eds. *Handbook of Statistics*, Vol. 8. Elsevier, Amsterdam. 203–254.
- Excoffier L, Lischer HE, 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10(3): 564–567.
- Felsenstein J, 2005. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) Version 3.6. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle, WA.
- Han YP, Zhao J, 2011. A brief review on surveillance, prevention and control of *Bactrocera dorsalis*. *Shanghai Agricultural Science and Technology*, (2): 108, 23. [韩尧平, 赵军, 2011. 浅谈桔小实蝇疫情监测与防控. *上海农业科技*, (2): 108, 23]
- Hardy DE, 1969. Taxonomy and distribution of the oriental fruit fly and related species (Tephritidae-Diptera). *Hawaiian Entomological Society*, 20(2): 395–428.
- He HG, 2008. Application of molecular marker techniques in insect population genetics. *Journal of China West Normal University (Natural Sciences)*, (4): 18–23. [何恒果, 2008. 分子标记技术在昆虫种群遗传学研究中的应用. *西华师范大学学报(自然科学版)*, (4): 18–23]
- Huang DC, Lin QL, 1984. Control and quarantine of *Bactrocera dorsalis*. *Plant Protection*, (5): 39. [黄德聪, 林奇力, 1984. 桔小实蝇的防治与检疫. *植物保护*, (5): 39]
- Huang SQ, Han RC, 2005. Advance in the research on the quarantine pest *Bactrocera dorsalis*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 42(5): 479–484. [黄素青, 韩日畴, 2005. 桔小实蝇的研究进展. *昆虫知识*, 42(5): 479–484]
- Kalinowski ST, 2005. Do polymorphic loci require large sample sizes to

- estimate genetic distances? *Heredity*, 94: 33–36.
- Li HX, Ye H, Lu J, 2000. On damages and distributions of fruit fly (*Bactrocera dorsalis* Hendel) in Yunnan province, Southern China. *Journal of Yunnan University (Natural Sciences)*, 22(6): 473–475. [李红旭, 叶辉, 吕军, 2000. 桔小实蝇在云南的危害与分布. 云南大学学报(自然科学版), 22(6): 473–475]
- Li WF, Yang L, Tang K, Zeng L, Liang GW, 2007. Microsatellite polymorphism of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) populations in China. *Acta Entomologica Sinica*, 50(12): 58–65. [李伟丰, 杨朗, 唐侃, 曾玲, 梁广文, 2007. 中国桔小实蝇种群的微卫星多态性分析. 昆虫学报, 50(12): 58–65]
- Li WR, 1988. Control of the oriental fruit fly. *Asia Insect*, (2): 51–60. [李文蓉, 1988. 东方果实蝇之防治. 中华昆虫, (2): 51–60]
- Li Y, Wu Y, Chen H, Wu J, Li Z, 2012. Population structure and colonization of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in China, inferred from mtDNA COI sequences. *Journal of Applied Entomology*, 136(4): 241–251.
- Li YL, Li ZH, Wu JJ, Wan FH, Deng YL, Gong XZ, 2009. A primary study on the population genetics relationship of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) based on mtDNA ND6 gene. *Chinese Journal of Biological Control*, 25(S2): 42–50. [李云龙, 李志红, 吴佳教, 万方浩, 邓裕亮, 龚秀泽, 2009. 基于线粒体 ND6 基因的桔小实蝇种群遗传关系. 中国生物防治, 25(S2): 42–50]
- Li ZH, Gong P, Chen HJ, Chen NZ, 2002. Research development of molecular biology on oriental fruit fly. *Plant Quarantine*, 16(3): 39–40. [李志红, 龚鹏, 陈洪俊, 陈乃中, 2002. 桔小实蝇分子生物学研究进展. 植物检疫, 16(3): 39–40]
- Liang F, Liang GQ, Zhao JP, Zhou QX, Hu XN, Liu ZB, Ou Yang HQ, Liang ZY, 2008. Key methods of occur and comprehensive control to oriental fruit fly in Guangzhou area. *Guangdong Agricultural Sciences*, (3): 58–61. [梁帆, 梁广勤, 赵菊鹏, 周庆贤, 胡学难, 刘志斌, 欧阳汉泉, 梁振宇, 2008. 广州地区桔小实蝇的发生与综合防治关键措施. 广东农业科学, (3): 58–61]
- Librado P, Rozas J, 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25(11): 1451–1452.
- Lin ZJ, Sun GK, Gao QZ, Liu JY, Zhang QY, Chen HZ, Chen JF, Xu YQ, Sun DH, Hong ZQ, 1998. Inspection investigation of *Bactrocera dorsalis* in Xiamen. *Entomological Journal of East China*, 7(2): 72–75. [林振基, 孙国坤, 高泉准, 刘金耀, 张清源, 陈华忠, 陈加福, 许永谦, 孙德华, 洪赞侨, 1998. 厦门地区桔小实蝇疫情监测. 华东昆虫学报, 7(2): 72–75]
- Liu J, Shi W, Ye H, 2007. Population genetics analysis of the origin of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* Hendel (Diptera: Tephritidae), in northern Yunnan province, China. *Entomological Science*, 10(1): 11–19.
- Liu JH, Xiong XZ, Yang LY, Xiong ZP, Pan YZ, 2010. Analysis on suitable distribution area of *Bactrocera dorsalis* (oriental fruit fly) based on GARP ecological niche model. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 38(34): 19396–19398, 19430. [刘建宏, 熊小真, 杨丽英, 熊忠平, 潘涌智, 2010. 基于 GARP 生态位模型的江西桔小实蝇适生区分析. 安徽农业科学, 38(34): 19396–19398, 19430]
- Lunt DH, Zhang DX, Szymura JM, Hewitt GM, 1996. The insect cytochrome oxidase I gene: evolutionary patterns and conserved primers for phylogenetic studies. *Insect Molecular Biology*, 5(3): 153–165.
- Ma XL, Li ZH, Hu XN, Wu JJ, 2013. The assessment of the economic losses caused by *Bactrocera dorsalis*, *B. cucurbitae* and *B. tau* to Guangdong province. *Plant Quarantine*, 27(3): 50–56. [马兴莉, 李志红, 胡学难, 吴佳教, 2013. 橘小实蝇、瓜实蝇和南亚果实蝇对广东省造成的经济损失评估. 植物检疫, 27(3): 50–56]
- Ministry of Agriculture of the People's Republic of China, 2007. The Bulletin of Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. No. 826, May 29th, 2007. [中华人民共和国农业部, 2007. 中华人民共和国农业部公告, 第 862 号, 2007 年 5 月 29 日]
- Ning ZY, 2008. Economic Loss Evaluation and Risk Assessment of Damage by Oriental Fruit Fly in Fujian. MSc Thesis, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou. [宁昭玉, 2008. 桔小实蝇对福建省危害的经济损失评估与风险评价. 福州: 福建农林大学硕士学位论文]
- Polzin T, Daneshmand SV, 2003. On Steiner trees and minimum spanning trees in hypergraphs. *Operations Research Letters*, 31(1): 12–20.
- Qi LY, Feng XH, Liu Y, Dai HG, 2008. Occurrence and trial control of *Bactrocera dorsalis* in Wuxi, Jiangsu Province. *Jiangsu Agricultural Sciences*, (1): 96–97, 128. [祁力言, 封兴华, 刘勇, 戴华国, 2008. 橘小实蝇在无锡地区的发生与防治试验. 江苏农业科学, (1): 96–97, 128]
- Rollins LA, Woolnough AP, Sinclair R, Mooney NJ, Sherwin WB, 2011. Mitochondrial DNA offers unique insights into invasion history of the common starling. *Molecular Ecology*, 20(11): 2307–2317.
- Rousset F, 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-statistics under isolation by distance. *Genetics*, 145(4): 1219–1228.
- Shi W, Kerdelhué C, Ye H, 2005. Population genetics of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae), in Yunnan (China) based on mitochondrial DNA sequences. *Environmental Entomology*, 34(4): 977–983.
- Shi W, Kerdelhué C, Ye H, 2010. Population genetic structure of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae) from Yunnan province (China) and nearby sites across the border. *Genetica*, 138(3): 377–385.
- Shi W, Kerdelhué C, Ye H, 2012. Genetic structure and inferences on potential source areas for *Bactrocera dorsalis* (Hendel) based on mitochondrial and microsatellite markers. *PLoS ONE*, 7(5): e37083.
- Shi W, Ye H, 2004. Genetic differentiation in five geographic populations of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel)

- (Diptera: Tephritidae) in Yunnan province. *Acta Entomologica Sinica*, 47(3): 104–108. [施伟, 叶辉, 2004. 云南桔小实蝇五个地理种群的遗传分化研究. 昆虫学报, 47(3): 104–108]
- Shi W, Ye H, 2007. Genetic structure in four geographic populations of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae) located in the seasonal occurrence zone in Yunnan province. *Acta Ecologica Sinica*, 27(6): 2477–2482. [施伟, 叶辉, 2007. 云南桔小实蝇(*Bactrocera dorsalis*)季节性分布区4个地理种群遗传结构. 生态学报, 27(6): 2477–2482]
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipksi A, Kumar S, 2013. MEGA 6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30(12): 2725–2729.
- Tan YL, 2004. Identification of *Bactrocera* Genus (Diptera: Tephritidae) via Molecular Marker. MSc Thesis, Malaysia University of Science and Technology, Petaling Jaya.
- Tang K, 2006. Study on Utilizing Microsatellite to Identify Quarantine Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) and Partial COI Sequence to Research the Population Structure of *B. dorsalis* in China. MSc Thesis, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi. [唐侃, 2006. 利用微卫星标记鉴定寡毛实蝇属幼虫及利用线粒体序列分析中国桔小实蝇种群结构的研究. 广西桂林: 广西师范大学硕士学位论文]
- Wan X, Liu Y, Zhang B, 2012. Invasion history of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis*, in the Pacific-Asia region: two main invasion routes. *PLoS ONE*, 7(5): e36176.
- Wan X, Nardi F, Zhang B, Liu Y, 2011. The oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis*, in China: origin and gradual inland range expansion associated with population growth. *PLoS ONE*, 6(10): e25238.
- Wan XW, 2012. Inference on the Origin, Colonization Routes and Dispersal Patterns of the Oriental Fruit Fly, *Bactrocera dorsalis*, Based on Molecular Markers. PhD Dissertation, Southwest University, Chongqing. [万宣伍, 2012. 基于分子标记的桔小实蝇起源地推断、扩散路径重构及扩散模式研究. 重庆: 西南大学博士学位论文]
- Wan XW, Liu YH, Zhang B, Zhou HD, 2010. Genetic differentiation among populations of the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel) in Chongqing based on microsatellite markers. *Scientia Agricultura Sinica*, 43(13): 2688–2696. [万宣伍, 刘映红, 张彬, 周浩东, 2010. 基于微卫星分子标记的重庆地区桔小实蝇遗传分化研究. 中国农业科学, 43(13): 2688–2696]
- Wang X, 1996. The fruit flies (Diptera: Tephritidae) of the East Asian region. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 21: 49–54.
- Wang YM, Tan YQ, Zhang GA, 2011. Suitability analysis of oriental fruit fly in Hubei province. *Hubei Plant Protection*, (1): 23–24. [王永模, 谭永钦, 张国安, 2011. 桔小实蝇在湖北省的适生性分析. 湖北植保, (1): 23–24]
- Wu GC, Li YL, Li ZH, Liu LJ, 2012. The genetic relation of the population of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in Shanghai district based on mtDNA COI gene. *Journal of China Agricultural University*, 21(2): 94–101. [吴广超, 李云龙, 李志红, 柳丽君, 2012. 基于线粒体 COI 基因的上海地区桔小实蝇种群遗传关系研究. 中国农业大学学报, 21(2): 94–101]
- Wu GC, Zhang YF, Gong HB, Ye J, Pei ZW, 2007. Occurrence regularity and control of *Bactrocera dorsalis* in Shanghai. *China Forestry Science and Technology*, (4): 92–93. [吴广超, 张岳峰, 龚洪斌, 叶军, 裴正伟, 2007. 桔小实蝇的发生为害规律及防治. 林业科技开发, (4): 92–93]
- Wu ZZ, Li HM, Bin SY, Shen JM, He HL, Luo M, Ma J, Lin JT, 2011. Analysis of genetic diversity of different populations of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) using microsatellite markers. *Acta Entomologica Sinica*, 54(2): 149–156. [吴仲真, 李红梅, 宾淑英, 申建梅, 贺华良, 罗梅, 马骏, 林进添, 2011. 应用微卫星标记分析不同桔小实蝇种群的遗传多样性. 昆虫学报, 54(2): 149–156]
- Xia ZM, 1998. Kinds of plant's quarantine object and their damage in Guizhou. *Guizhou Agricultural Sciences*, 26(4): 22–24. [夏忠敏, 1998. 贵州省植物检疫对象的种类及危害. 贵州农业科学, 26(4): 22–24]
- Xiong GH, Guo WR, He ML, Yu XH, Luo DR, Gui SY, Zhou AP, 2011. Preliminary report of investigation for the oriental fruit fly. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 17(11): 119–121. [熊桂和, 郭文瑞, 何木兰, 余夕辉, 罗定荣, 桂宿奕, 周爱萍, 2011. 东方果实蝇调查研究初报. 安徽农学通报, 17(11): 119–121]
- Yu DJ, Chen ZL, Zhang RJ, Yin WY, 2005. Real-time qualitative PCR for the inspection and identification of *Bactrocera philippinensis* and *Bactrocera occipitalis* (Diptera: Tephritidae) using SYBR green assay. *Raffles Bulletin of Zoology*, 53(1): 73–78.
- Zhang MR, Yu JH, Wang YX, 2008. Occurrence and control of *Bactrocera dorsalis*. *Zhejiang Citrus*, 25(1): 29–32. [张敏荣, 余继华, 王映雪, 2008. 柑橘小实蝇的发生与防控对策. 浙江柑桔, 25(1): 29–32]
- Zhang QY, Lin XY, 1988. Survey of species of fruit flies (Diptera: Tephritidae: Dacinae) in Xiamen. *Plant Quarantine*, 2(2): 121–124. [张清源, 林向阳, 1988. 厦门地区果蔬实蝇种类的调查. 植物检疫, 2(2): 121–124]
- Zhang YA, Zhao XQ, 1994. Study on oriental fruit fly in Sichuan province. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 7(2): 71–75. [张禹安, 赵学谦, 1994. 四川柑桔小实蝇的调查研究. 西南农业学报, 7(2): 71–75]
- Zhang ZY, He DY, She YP, Wang WX, 1995. On the population dynamics of oriental fruit fly in Yunnan province. *Acta Phytopythologica Sinica*, 22(3): 211–216. [张智英, 何大愚, 余宇平, 王文心, 1995. 云南桔小实蝇种群动态研究. 植物保护学报, 22(3): 211–216]
- Zhao L, Lin YB, Meng YQ, 2008. A brief survey occurrence and damage of *Bactrocera dorsalis*. *China Agricultural Technology Extension*, 24(8): 41–42. [赵琳, 林云彪, 孟幼青, 2008. 柑橘小实蝇发生为害调查初报. 中国农技推广, 24(8): 41–42]
- Zhou GL, Ye J, Yuan P, Pan SH, 2006. The invasive mechanism of *Bactrocera dorsalis* in Shanghai. *Plant Quarantine*, 20(S1): 44–46. [周国梁, 叶军, 袁平, 潘士华, 2006. 橘小实蝇在上海局部暴发成因分析. 植物检疫, 20(S1): 44–46]