

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2012.04.002

烟粉虱的分类地位及在中国的分布

刘银泉, 刘树生*

浙江大学昆虫科学研究所, 浙江 杭州 310058

摘要: 烟粉虱广泛分布于全球热带和亚热带地区。近 20 多年, 烟粉虱的一些遗传群入侵世界各地, 严重危害作物生产。烟粉虱遗传结构的多样性和复杂性早已被关注, 但其分类地位, 尤其是烟粉虱到底是一个包含多个生物型的种还是一个包含许多隐种的物种复合体, 一直颇受争议。近几年, 有关烟粉虱种系发生和系统学的研究取得长足进展, 有证据推论其是一个包含至少 31 个隐种的物种复合体, 但生殖隔离证据仍显不足, 种系发生分析结果也因仅依据 COI 一个基因而受到质疑。因此, 在大多数从事烟粉虱研究的同行接受其为一个物种复合体的概念的同时, 仍有同行沿用生物型的概念。在我国境内已先后报道了包括 13 个本地种和 2 个全球入侵种在内的 15 个烟粉虱隐种。本地种主要分布在我国南部及包括海南岛和台湾岛的东南沿海地区, 隐种的多样性由南向北逐渐降低。入侵种“中东—小亚细亚 1”隐种 (MEAM1) (即“B 型”) 和“地中海”隐种 (MED) (即“Q 型”) 分别于 20 世纪 90 年代中后期和 2003 年前后入侵我国, 并在许多地区迅速取代了本地种而占据优势地位。全国范围内的调查数据显示, 这 2 个入侵种可在大部分区域共同存在, 但自 2005 年以来, MED 在许多地区陆续取代 MEAM1, 这很可能与 MED 对大量使用的新烟碱类杀虫剂有较强抗性有关。本文还讨论了烟粉虱隐种复合体分类所面临的命名等难题以及大范围抽样调查的数据偏差问题。

关键词: 烟粉虱; 隐种复合体; 种系发生; 分布

Species status of *Bemisia tabaci* complex and their distributions in China

Yin-quan LIU, Shu-sheng LIU*

Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang 310058, China

Abstract: The whitefly *Bemisia tabaci* is widely distributed in the tropical and subtropical regions of the world. In the last 20 years, some genetic groups of *B. tabaci* have invaded many parts of the world and caused serious damage to crop production. While the genetic diversity and complexity of this whitefly have long been recognized, its species status, in particular whether *B. tabaci* is one species containing many biotypes or a complex containing many cryptic species, has been a subject of debate. In recent years, substantial progress has been made in studies on the phylogeny and systematics of *B. tabaci*, and evidence suggests that this whitefly is a species complex containing at least 31 cryptic species. However, data on reproductive isolation are yet insufficient and the results of phylogenetic analyses have been questioned because they relied on only the COI gene. While most scientists in the whitefly science community have rapidly accepted that *B. tabaci* is a whitefly species complex, some scientists continue to use the concept that *B. tabaci* is composed of many biotypes. In China, 13 indigenous and two invasive whitefly species have been recorded. The indigenous species occur only in the southern and south eastern parts of China and the diversity declined from south to the north. The invasive cryptic species Middle East-Asia Minor 1 (MEAM1), formerly referred to as "B biotype", entered China in middle 1990s, and the invasive cryptic species Mediterranean (MED), formerly referred to as "Q biotype", was first found in China around 2003, and thereafter they displaced rapidly the indigenous whiteflies in many regions. Both MEAM1 and MED whitefly occur sympatrically in most provinces of China. However, data from extensive field surveys indicated that MED has been displacing MEAM1 in many regions after 2005, probably due to, at least in part, the higher level of insecticide resistance to neonicotinoids in MED than that in MEAM1. The difficulties in the classification and nomenclature of this species complex and the likely biases of field sampling are also discussed.

Key words: *Bemisia tabaci*; cryptic species complex; phylogenetic analysis; distribution

烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius), 又称棉粉虱或甘薯粉虱等, 属半翅目 Hemiptera 粉虱科 Aleyrodidae, 是一类刺吸式口器的小型昆虫, 广泛分布于热带和亚热带地区。由于形态分类困难, 且不同种群间常在生物学特性上存在明显差异等, 烟粉虱的分类地位长久以来倍受争议。本文概述了近年来烟粉虱系统发生的遗传学证据和生殖隔离研究证据, 就烟粉虱分类地位的研究进展进行综述, 同时介绍其在我国的分布情况。

1 烟粉虱的危害及其经济重要性

烟粉虱一生经历卵期、若虫期(共 4 龄)和成虫期, 通常把 4 龄若虫后期不再取食的阶段称为“伪蛹”。除 1 龄若虫可做短距离爬行外, 其他各龄若虫足退化, 一般固定在叶片背面取食。烟粉虱通过若虫和成虫取食植物汁液、分泌蜜露诱发煤污病、传播植物病毒以及引起植物生理异常等方式, 危害蔬菜、花卉、棉花、烟草等农作物(刘树生等, 2005; 任顺祥等, 2011)。

作为一种植食性昆虫, 烟粉虱早在 19 世纪末即被记录, 在 20 世纪 80 年代以前, 虽在一些国家有局部严重危害作物的记录, 但总体上只是一类偶发性害虫。20 世纪 80 年代中后期, 随着起源于中东和小亚细亚地区的所谓“B 型”烟粉虱广泛、迅速地入侵美洲、大洋洲, 进而入侵亚洲, 烟粉虱成为世界性害虫而倍受关注(Brown *et al.*, 1995; De Barro *et al.*, 2011)。由于“B 型”烟粉虱在几十个国家和地区对数十种作物造成严重的经济损失, 国际重要学术刊物 Science 和 Nature 分别在 1991、1999 和 2006 年对烟粉虱及其所传双生病毒造成的严重危害进行了详细报道和评述(Culotta, 1991; Dalton, 2006; Moffat, 1999)。随着“B 型”烟粉虱入侵范围持续扩大, 连续多年暴发成灾, 世界自然保护联盟(International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources)将其列入全球 100 种最严重的入侵生物(Global Invasive Species Database, 100 of the Worst, <http://www.issg.org/database/species/search.asp?st=100ss&fr=1&str=&lang=TC>)。

在我国, 对烟粉虱的最早记录是在 20 世纪 40 年代, 但将其作为重大农业害虫则是 20 世纪 90 年代中后期随着“B 型”烟粉虱的广泛入侵开始并受

到关注(罗晨等, 2002; Qiu *et al.*, 2003)。2003 年前后, 起源于地中海和非洲北部地区的“Q 型”烟粉虱开始广泛入侵世界各地(De Barro *et al.*, 2011), 入侵我国的时间大约也是 2003 年(褚栋等, 2005)。近几年, 我国多个研究小组的野外调查表明, “B 型”、“Q 型”烟粉虱已广泛入侵我国除西藏、宁夏等少数省区外的其他各省, 并在许多地区成功取代危害性较小的土著烟粉虱(Guo *et al.*, 2012; Hu *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2007; Pan *et al.*, 2011; Qiu *et al.*, 2007; Rao *et al.*, 2011)。入侵烟粉虱除直接取食外, 还可传播多种双生病毒严重危害烟草、番茄和棉花等重要经济作物。例如, 2009 年由入侵烟粉虱传播导致的番茄黄化曲叶病毒病在我国流行成灾, 发病面积约 20 万 ha, 占全国番茄种植总面积的 20% 以上, 直接经济损失高达数 10 亿元人民币(<http://www.ampcn.com/news/detail/57365.asp>)。2009 年以后番茄黄化曲叶病毒病已蔓延至西北部地区, 在陕西、新疆等省造成作物重大损失。近年调查结果表明, 入侵烟粉虱及其所传播的多种双生病毒仍是今后我国作物生产必须应对的重大有害生物。

2 烟粉虱分类地位

2.1 烟粉虱分类和种系发生的研究历史与现状

烟粉虱分布广泛, 其遗传结构的多样性和复杂性早已被关注, 但其分类地位, 尤其是烟粉虱到底是一个包含多个生物型(biotype)的种、还是一个包含许多隐种(cryptic species)的物种复合体(species complex), 近百年来一直颇受争议。按照生物学的一般概念, 生物型是种下的表型, 一个物种内的不同生物型之间不存在生殖隔离; 隐种是形态上无法鉴别的物种, 一个物种复合体包含多个隐种, 这些隐种虽然在形态上无法区分, 但相互之间存在生殖隔离, 基因交流受阻。有关烟粉虱分类和系统学的研究历史和现状, 近年来已有 2 篇英文综述做了介绍(De Barro *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2012)。本文主要依据这 2 篇综述, 对相关内容做简要描述, 以飨读者。

烟粉虱最早于 1889 年在希腊的烟草上记录, 故被称为烟粉虱。此后的 100 年间, 报道了 22 个 *Bemisia* 属内近缘种。由于可用于烟粉虱成虫分类鉴定的形态特征很少, 大多数分类工作主要依据伪

蛹的形态特征。但后来陆续发现,同一种粉虱的形态特征依寄主植物等环境条件不同而变化很大,故多年来许多在不同植物上采得的粉虱,最初报道为不同的新种,实际上可能是同一种。因此,粉虱分类学家又将原来陆续报道的 21 个 *Bemisia* 新种作为烟粉虱的同物异名(Mound,1963; Mound & Halsey,1978; Rosell *et al.*,1997)。多年的探索表明,造成这种困境的直接原因是,无论成虫还是伪蛹,都找不到可用于鉴别种的可靠的形态特征(De Barro *et al.*,2011; Gill & Brown,2010)。

尽管传统形态分类方法在烟粉虱分类上遇到了困境,但昆虫学家多年来观察到,许多烟粉虱种群之间生物学特性差异很大,故仍然怀疑烟粉虱不是一个物种,而是包含了多个物种。1993 年美国昆虫学家 Perring *et al.* 对入侵美国的“B 型”烟粉虱和土著“A 型”烟粉虱进行了杂交试验、行为观察和基因组成比较,发现两者之间具有完全的生殖隔离,故在此基础上 Bellows *et al.* (1994) 将入侵“B 型”命名为一个新种,即银叶粉虱 *Bemisia argentifolii* Bellows & Perring。由于烟粉虱分布广泛,遗传结构复杂且多样性高,Perring *et al.* (1993) 的比较研究只包括了 2 个遗传群,故上述新种命名的合理性一直未被大多数同行认可。由于分类问题的困境,随后 10 多年,昆虫学家无所适从,陆续将生物学特性不同的烟粉虱种群或线粒体 COI 基因(或其他基因)序列不同的单倍型命名为不同“生物型”。至 2010 年,至少命名了 37 个生物型。由于没有客观的标准,生物型命名越来越混乱,具体表现在:一方面,通过多个杂交试验证明,生殖上相互隔离的遗传群,实际上应该是不同的种,却仍被冠以“生物型”;另一方面,许多单倍型未做过任何生物学观察和比较,它们之间在生物学特性上是否有差异一无所知,却也被冠以“生物型”(Liu *et al.*,2012)。很明显,“生物型”这一术语在烟粉虱不同群体的命名中被错用和滥用了,从而严重阻碍了有关烟粉虱的深入研究。

上述混乱的局面从 2010 年开始改变。Dinsdale *et al.* (2010) 报道了有关烟粉虱种系发生的研究结果。这项研究与以往有关烟粉虱种系发生的分析相比,有两大进步:(1)分析中包括了当时全世

界都可用的烟粉虱 COI 序列,其研究标本较全面地体现了烟粉虱的遗传多样性,种系发生分析也就能较可靠地反映烟粉虱各谱系的进化历史;(2)对各谱系做了科学界认可的遗传距离比较分析,对确定烟粉虱的推测隐种(putative cryptic species)给出了一个统一的异质性标准,即相互间线粒体 COI 基因序列差异达 3.5% 以上。Dinsdale *et al.* (2010) 依据分析结果,推论烟粉虱是一个物种复合体,至少包含 24 个隐种(表 1)。Xu *et al.* (2010) 和 De Barro *et al.* (2011) 对当时世界各地有关烟粉虱不同种群的杂交试验数据归纳和综合分析,发现已在 11 个推测隐种之间进行了 30 个组合的杂交试验,结果表明,这 11 个隐种之间生殖上是隔离或基本隔离的。Hu *et al.* (2011) 依据 Dinsdale *et al.* (2010) 的方法,又在我国境内获得几十个新的烟粉虱 COI 单倍型的基础上,对亚洲烟粉虱的种系发生做了补充分析,又发现 4 个推测隐种,从而使烟粉虱的推测隐种增加到 28 个(表 1)。之后又陆续在多个推测隐种之间进行了杂交试验和交配行为观察(Sun *et al.*,2011; Wang *et al.*,2010,2011)。到目前为止,全世界已在 14 个推测隐种之间进行了 54 个组合的杂交试验,其中 7 个组合有详细的行为观察数据,结果表明,在已做过杂交试验的 14 个推测隐种之间,杂交组合多数不产生任何杂交(雌性)子代,或虽产生少量杂交子代,但这些子代不育或生命力低下,表明它们之间生殖上是隔离或基本隔离的,从而从遗传上支持了烟粉虱是一个包含至少 28 个隐种的物种复合体的推论(表 1, Liu *et al.*,2012)。交配行为观察数据均一致表明,生殖隔离主要是因为隐种之间不能交配,即交配前生殖隔离,尽管不同隐种的雌雄个体之间经常表现出密切的求偶行为(Liu *et al.*,2007; Luan & Liu,2012; Wang *et al.*,2012)。2012 年初以来,依据上述确定隐种和遗传群的标准,又在阿根廷、巴西、意大利和印度等地报道了更多的烟粉虱遗传群和推测隐种,当前的烟粉虱推测隐种已至少增加到 31 个(表 1, Alemandri *et al.*,2012; Chowda-Reddy *et al.*,2012; Marubayashi *et al.*,2012; Parrella *et al.*,2012)。可以预见,随着全球范围内更多调查工作的开展,更多的烟粉虱推测隐种将被报道。

表 1 烟粉虱遗传群及隐种现状

Table 1 Putative species groups and cryptic species of the whitefly *B. tabaci* complex

遗传群 Species group	隐种 Cryptic species	包含的生物型(单倍型) Biotypes (haplotypes) designations associated	文献 Reference
非洲/中东/小亚细亚 Africa/Middle East/Asia Minor	* 地中海 Mediterranean	Q, J, L, Sub-Saharan Silverleafing	Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	* 中东—小亚细亚 1 Middle East-Asia Minor 1	B, B2	Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	中东—小亚细亚 2 Middle East-Asia Minor 2		Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	印度洋 Indian Ocean	MS	Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
新大陆 New World	* 新大陆 New World	A, BR, C, D, F, Jatropa, N, R, Sida	Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	新大陆 2 New World 2		Alemandri <i>et al.</i> (2012)
乌干达 Uganda	* 乌干达 Uganda		Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
撒哈拉以南非洲 Sub-Saharan Africa	* 撒哈拉以南非洲 1 Sub-Saharan Africa 1		Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	* 撒哈拉以南非洲 2 Sub-Saharan Africa 2	S	Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	撒哈拉以南非洲 3 Sub-Saharan Africa 3		Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	撒哈拉以南非洲 4 Sub-Saharan Africa 4		Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
意大利 Italy Ru	* 意大利 Italy Ru	T	Dinsdale <i>et al.</i> (2010) Parrella <i>et al.</i> (2012)
	亚洲 II 8 Asia II 8		Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
亚洲 II Asia II	* 亚洲 II 1 Asia II 1	K, P, PCG-1, PK1, SY, ZHJ2	Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	亚洲 II 2 Asia II 2		Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	* 亚洲 II 3 Asia II 3	ZHJ1	Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	亚洲 II 4 Asia II 4		Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	* 亚洲 II 5 Asia II 5	G	Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	亚洲 II 6 Asia II 6		Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	* 亚洲 II 7 Asia II 7	Cv	Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	亚洲 II 9 Asia II 9		Hu <i>et al.</i> (2011)
	亚洲 II 10 Asia II 10		Hu <i>et al.</i> (2011)
	亚洲 III Asia III		Hu <i>et al.</i> (2011)
亚洲 III Asia III 中国 China	* 中国 1 China 1	ZHJ3	Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	中国 2 China 2		Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	中国 3 China 3		Hu <i>et al.</i> (2011)
澳大利亚 Australia	* 澳大利亚 Australia	AN	Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
澳大利亚/印度尼西亚 Australia/Indonesia	澳大利亚/印度尼西亚 Australia/Indonesia		Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
亚洲 I Asia I	* 亚洲 I Asia I	H, M, NA, PCG-2	Dinsdale <i>et al.</i> (2010)
	亚洲 I —印度 Asia I -India		Chowda-Reddy <i>et al.</i> (2012)

* 已开展过杂交试验的隐种。
* Cryptic species that have been tested in crossing studies.

2.2 烟粉虱物种复合体分类和种系发生研究所面临的科学问题

虽然有关烟粉虱物种复合体的种系发生和系统学研究已取得长足进展,但仍然面临诸多难点和困惑(De Barro,2012; Liu *et al.* ,2012)。例如有关复合体内推测隐种间生殖隔离的证据仍明显不足。虽然目前已在 14 个推测隐种之间进行了杂交试验,但这 54 个组合在 31 个推测隐种可组成的 843

个组合中,仍只占一小部分。虽然要明确这些推测隐种之间的生殖隔离程度,没有必要对所有可能的组合进行试验,但目前已有的数据还是太少,并缺乏一些关键数据,还有 17 个推测隐种从未进行杂交试验。事实上,这 31 个推测种分属于 13 个遗传群(genetic group),目前已有杂交试验数据的 14 个隐种归属于 9 个遗传群,还有 4 个遗传群(Ru, Asia II -India, Asia III , Australia/Indonesia)中没有一个

隐种参与过杂交试验(表1, Liu *et al.*, 2012)。因此,很有必要在更多的推测隐种之间进行杂交试验,争取每个推测隐种参与至少2~3个组合的杂交试验,所得数据对于分析推测隐种间的生殖隔离程度,才有更强的代表性和说服力。但近年由于许多地区土著烟粉虱被入侵烟粉虱取代,要采到土著烟粉虱建立种群进行杂交试验,已越来越困难。

此外,烟粉虱物种复合体的种系发生分析也面临许多问题(De Barro, 2012)。由于受到数据来源的限制,目前最权威的种系发生分析也仅用了COI基因序列。虽然已有的生殖隔离证据表明,应用COI基因序列进行种系发生分析推测隐种是成立的,但由于杂交试验数据明显不足,还不能推论目前种系发生分析所推测的所有隐种都是成立的,部分隐种下可能又包含了多个隐种。系统学研究结果表明,仅依据一个基因序列进行种系发生分析往往难以确切地反映物种的谱系演化(Avis, 2000; De Salle *et al.*, 2005; King *et al.*, 2008)。因此,只有应用更多基因信息,如细胞核基因,对烟粉虱物种复合体进行更广泛深入的种系发生分析,才有可能更深入地了解该复合体的谱系演化和各支系之间的亲缘关系。

以上介绍的种系发生研究奠定了烟粉虱复合种的分类基础,但对于烟粉虱的分类研究还只是一个开端,烟粉虱的重新命名也是一个复杂且棘手的问题。依据烟粉虱分类权威专家 Gill & Brown (2010)的报道,目前,烟粉虱有22个同物异名,许多当时定名的标本丢失或残缺不全,已无法再重新鉴定。对这些同物异名如何处理,在烟粉虱隐种复合体系统学研究取得充分进展并有生殖隔离数据证明各个隐种的存在后,如何根据双名法对现有的推测隐种逐一正式命名,以及基于分子标记鉴定的标本能否作为模式标本保存等问题,都需要国内外同行认真商榷。

3 烟粉虱隐种在我国的分布

3.1 我国的烟粉虱隐种及其分布

我国当前已报道的烟粉虱隐种有15个,包括13个本地种和2个全球入侵种(表2, Hu *et al.*, 2011)。对于烟粉虱本地种的研究很大程度上得益于入侵种的调查,因为在入侵种侵入我国之前,烟粉虱虽然早已存在,但并不是一个重要的害虫,并

未引起广泛关注。国内较早针对烟粉虱开展的调查发现,本地种主要分布在交通不便的省份或地区,而在沿海经济发达的省份及交通便利的地区主要为入侵 MEAM1 隐种(Qiu *et al.*, 2003)。在2009~2010年较广泛的一轮调查中,通过对16个省186份田间取样的3750头烟粉虱个体的检测,对比各省份中心城市周边及偏远的农村区域烟粉虱发生情况,结果显示,在交通便利的城市周边以入侵种为主,而在交通不便、比较偏僻的山区或内陆城市仍能采到本地种,并新发现了2个本地隐种(Hu *et al.*, 2011)。这主要是由于入侵种借助人类的活动,如苗木花卉的调运等迅速入侵和扩散到各地并快速取代本地种(Liu *et al.*, 2007)。21世纪伊始,全国多个研究小组独立开展的野外调查发现,我国烟粉虱种类资源多样性极为丰富,本地隐种多达13个(表2, Guo *et al.*, 2012; Hu *et al.*, 2011; Qiu *et al.*, 2007; Rao *et al.*, 2011; Zang *et al.*, 2006)。在所有的本地种中,China 1分布最为广泛,在10个省份有报道,而Asia II 1、Asia II 3、Asia II 6、Asia II 7、China 3和Asia I分布范围在5~7个省,另外还有6个隐种只在1个省被发现(表2)。我国本地种主要分布在南部以及包括海南岛和台湾岛的东南沿海地区,隐种的多样性由南向北逐渐降低(表2, Hu *et al.*, 2011)。这种现象的出现可能与南部及东南沿海区域植被多样性较为丰富有关,再加上北方冬季气温低,本地种难以在北方越冬,同时不具有入侵种的强抗药性而难以在北方温室条件下存活和繁殖(Hu *et al.*, 2011; Lin *et al.*, 2007)。

入侵种在我国的分布和发生动态是研究的重点和热点。20世纪90年代中后期侵入我国的MEAM1隐种,在随后不到10年的时间里,在绝大部分省均有分布,并广泛取代本地隐种,占据优势地位(Guo *et al.*, 2012; Hu *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2007; Qiu *et al.*, 2007; Rao *et al.*, 2011)。然而,MEAM1隐种在我国分布的绝对优势随着MED隐种的入侵而受到挑战。从最早在我国发现MED隐种的2003年算起,短短5年左右的时间,MED隐种在全国许多地区已占据优势(沈媛等, 2011; 徐婧, 2009; Chu *et al.*, 2010; Guo *et al.*, 2012; Hu *et al.*, 2011; Pan *et al.*, 2011; Rao *et al.*, 2011; Teng *et al.*, 2010)。MED隐种竞争取代MEAM1隐种可能与其抗药性更强有关(Horowitz *et al.*, 2005; Rao

et al., 2011)。对采自我国的 2 个入侵种的不同品系抗药性进行测试,发现这 2 个隐种对拟除虫菊酯类、阿维菌素和生长调节剂类杀虫剂吡丙醚的抗性相似,但对吡虫啉等新烟碱类杀虫剂抗性差异明显,MEAM1 对新烟碱类杀虫剂还很敏感,而 MED 抗性已达几十倍到上百倍(Luo *et al.*, 2010; Rao *et al.*, 2012)。通过模型模拟,Crowder *et al.* (2010)发现杀虫剂在 MED 隐种和 MEAM1 隐种的竞争取代

中起关键作用。本实验室最近以棉花为寄主植物的混合群体的竞争试验表明,对于起始数量相等的混合种群,在未使用杀虫剂处理时,MEAM1 隐种经过 5 代可完全取代 MED 隐种,而使用不同浓度的吡虫啉处理寄主植物后,经历 2 ~ 7 代,MED 隐种完全取代 MEAM1 隐种(待发表)。因此,大量使用吡虫啉等新烟碱类杀虫剂,很可能促进 MED 隐种对 MEAM1 隐种的取代。

表 2 中国烟粉虱隐种及其分布区域
Table 2 Cryptic species of the whitefly *B. tabaci* and their distributions in China

隐种 Cryptic species	生物型 Biotype	在中国各省、市、自治区的分布 Distribution in China *
Mediterranean	Q	除西藏、宁夏、甘肃、吉林、辽宁外的其他省份 All provinces except Tibet, Ningxia, Gansu, Jilin, and Liaoning
Middle East-Asia Minor I	B	除西藏、宁夏、青海外的其他省份 All provinces except Tibet, Ningxia and Qinghai
Asia II 1	ZHJ2	海南、广东、广西、台湾、贵州、浙江 Hainan, Guangdong, Guangxi, Taiwan, Guizhou, and Zhejiang
Asia II 2		江苏 Jiangsu
Asia II 3	ZHJ1	广西、台湾、湖南、浙江、湖北 Guangxi, Taiwan, Hunan, Zhejiang, and Hubei
Asia II 4		广东 Guangdong
Asia II 6		云南、广东、广西、台湾、福建 Yunnan, Guangdong, Guangxi, Taiwan, and Fujian
Asia II 7	Cv	广东、广西、台湾、福建、江苏 Guangdong, Guangxi, Taiwan, Fujian, and Jiangsu
Asia II 9		湖南 Hunan
Asia II 10		广东 Guangdong
Asia III		台湾 Taiwan
China 1	ZHJ3	海南、广东、贵州、湖南、江西、浙江、四川、重庆、湖北、安徽 Hainan, Guangdong, Guizhou, Hunan, Jiangxi, Zhejiang, Sichuan, Chongqing, Hubei, and Anhui
China 2		广东 Guangdong
China 3		云南、湖南、江西、重庆、浙江、湖北、安徽 Yunnan, Hunan, Jiangxi, Chongqing, Zhejiang, Hubei, and Anhui
Asia I		海南、云南、广西、广东、台湾 Hainan, Yunnan, Guangxi, Guangdong, and Taiwan

* 主要依据文献 Guo *et al.* (2012)、Hu *et al.* (2011)、Pan *et al.* (2011)、Qiu *et al.* (2007) 汇总。

* This table is mainly based on data in above references.

3.2 烟粉虱隐种分布调查所面临的问题

由于烟粉虱物种复合体(特别是其中的入侵种)寄主范围广,田间调查取样工作量大,再加上烟粉虱隐种不能通过形态区分,样本采回实验室后,还要通过分子标记逐头鉴定,这就使得烟粉虱隐种的调查难度加大。事实上,全国范围内的烟粉虱隐种调查也主要由有限的几个研究小组展开。目前,除了浙江、湖北、江苏和山东等几个省份连续多年进行过较系统全面的调查外,其他省份的采样点数和烟粉虱数量都明显不足(沈媛等, 2011; 徐婧, 2009; Chu *et al.*, 2010; Rao *et al.*, 2011)。这种取样的不均一性和非系统性调查会导致结果出现偏差。例如,本研究组 2004 ~ 2011 年在浙江省开展的不间断的多点系统调查显示,在浙江省东部沿海

的经济发达地区,2004 ~ 2006 年,MEAM1 逐步取代了本地种,占据优势地位,2005 年首次在杭州郊区发现 MED,之后 MED 开始在杭州、宁波、台州和金华地区的一些地点取代 MEAM1 而占据优势,但是在温州地区,至今仍以 MEAM1 为主,而在浙西山区,仍以本地种为主(徐婧, 2009)。因此,在浙江省一两个样点采集的数据难以体现出烟粉虱隐种及其种群动态发生的全貌。由于取样偏差导致结果相异的情况在国外也有发生。如塞浦路斯 2 个调查小组在大致相同的时间(2005 ~ 2007 年)分别开展了烟粉虱隐种的调查工作,Vassiliou *et al.* (2008)在 21 个采样点的 10 种植物上抽样检测,仅发现 MEAM1 隐种;而 Papayiannis *et al.* (2009)在 54 个取样点的 35 种植物上取样调查,发现 MEAM1 和

MED2 个隐种。同时后者发现 MED 烟粉虱的 2 个采样点(帕福斯行政区的 Gialia 和 Polis 地区)也包含在前者的采样点之内,只是 2 个小组在这 2 个采样点所选取的寄主植物不同。由此可见,大范围的抽样调查如果依据的样本数较少,很容易导致以偏概全。

4 结语

自从 Dinsdale *et al.* (2010) 关于烟粉虱种系发生的论文发表以来,由于多个隐种之间的杂交试验结果所显示的生殖隔离或基本隔离的生物学证据的支持,越来越多的国内外学者开始接受和使用隐种概念,抛弃生物型称谓,或者为了文献的连续性在使用生物型称谓的同时指出其所对应的隐种名称。物种分类的历史表明,隐种复合体在生物中是一种广泛存在的现象(Boykin *et al.*, 2012; De Queiroz, 2007; Sites & Marshall, 2004)。由于传统的形态分类无法解决隐种的分类问题,对于隐种的分类必须有新的思路和方法。将分子种系发生分析和生殖隔离证据综合应用,为隐种的分类指明了一条有希望的途径(Heraty *et al.*, 2007; Liu *et al.*, 2012)。烟粉虱隐种复合体由于其经济重要性及丰富的物种资源,在带给人们困惑和挑战的同时,给人们深入了解隐种及其进化提供了一次难得的机遇。在我国境内,烟粉虱隐种数量多,为我国昆虫学者提供了丰富多样的研究材料,我们应抓住机遇,加紧开展相关研究和国际合作交流,促进烟粉虱分类难题的解决。

参考文献

- 褚栋, 张友军, 丛斌, 徐宝云, 吴青君. 2005. 云南 Q 型烟粉虱种群的鉴定. 昆虫知识, 42(1): 54–56.
- 刘树生, 张友军, 罗晨, 万方浩. 2005. 烟粉虱//万方浩, 郑小波, 郭建英. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制. 北京: 科学出版社, 69–128.
- 罗晨, 姚远, 王戎疆, 阎凤鸣, 胡墩孝, 张芝利. 2002. 利用 mtDNA COI 基因序列鉴定我国烟粉虱的生物型. 昆虫学报, 459(6): 759–763.
- 任顺祥, 邱宝利, 戈峰, 张友军, 杜予州, 陈学新, 郭建英, 林克剑, 彭正强, 姚松林, 胡雅辉, 王联德, 张文庆. 2011. 粉虱类害虫的监测预警与可持续治理技术透视. 应用昆虫学报, 48(1): 7–15.
- 沈媛, 杜予州, 任顺祥, 邱宝利. 2011. 江苏地区烟粉虱生物型演替研究初报. 应用昆虫学报, 48(1): 16–21.
- 徐婧. 2009. 浙江外来烟粉虱入侵过程及不同生物型烟粉虱生物学特性的比较研究. 杭州: 浙江大学.
- Alemandri V, De Barro P J, Bejerman N, Argüello Caro E B, Dumón A D, Mattio M F, Rodriguez S M and Truol G. 2012. Species within the *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) complex in soybean and bean crops in Argentina. *Journal of Economic Entomology*, 105: 48–53.
- Avisé J C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Bellows T S, Perring T M, Gill R J and Headrick D H. 1994. Description of a species of *Bemisia* (Homoptera: Aleyrodidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 87: 195–206.
- Boykin L M, Armstrong K F, Kubatko L and De Barro P J. 2012. Species delimitation and global biosecurity. *Evolutionary Bioinformatics*, 8: 1–37.
- Brown J K, Frohlich D R and Rosell R C. 1995. The sweet potato or silverleaf whiteflies: biotypes of *Bemisia tabaci* or a species complex. *Annual Review of Entomology*, 40: 511–534.
- Chowda-Reddy R V, Kirankumar M, Seal S E, Muniyappa V, Valand G B, Govindappa M R and Colvin J. 2012. *Bemisia tabaci* phylogenetic groups in India and the relative transmission efficacy of *Tomato leaf curl Bangalore virus* by an indigenous and an exotic population. *Journal of Integrative Agriculture*, 11: 235–248.
- Chu D, Wan F H, Zhang Y J and Brown J K. 2010. Change in the biotype composition of *Bemisia tabaci* in Shandong Province of China from 2005 to 2008. *Environmental Entomology*, 39: 1028–1036.
- Crowder D W, Horowitz A R, De Barro P J, Liu S S, Showalter A M, Kongsedlov S, Khasdan V, Shargal A, Liu J and Carrière Y. 2010. Mating behaviour, life history and adaptation to insecticides determine species exclusion between whiteflies. *Journal of Animal Ecology*, 79: 563–570.
- Culotta E. 1991. "Superbug" attacks California crops. *Science*, 254: 1445.
- Dalton R. 2006. The Christmas invasion. *Nature*, 443: 898–900.
- De Barro P J, Liu S S, Boykin L M and Dinsdale A B. 2011. *Bemisia tabaci*: a statement of species status. *Annual Review of Entomology*, 56: 1–19.
- De Barro P J. 2012. The *Bemisia tabaci* species complex: questions to guide future research. *Journal of Integrative Agriculture*, 11: 187–196.
- De Queiroz K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56: 879–886.
- De Salle R, Egan M G and Siddall M. 2005. The unholy trini-

- ty: taxonomy, species delimitation and DNA barcoding. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 360: 1905 – 1916.
- Dinsdale A, Cook L, Riginos C, Buckley Y and De Barro P J. 2010. Refined global analysis of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodoidea) mitochondrial COI to identify species level genetic boundaries. *Annals of the Entomological Society of America*, 103: 196 – 208.
- Gill R J and Brown J K. 2010. Systematics of *Bemisia* and *Bemisia* relatives: can molecular techniques solve the *Bemisia tabaci* complex conundrum—A taxonomist's viewpoint // Stansly P A and Naranjo S E. *Bemisia: Bionomics and Management of A Global Pest*. Springer, 5 – 29.
- Guo X J, Rao Q, Luo C, Zhang H Y and Gao X W. 2012. Diversity and genetic differentiation of the whitefly *Bemisia tabaci* species complex in China based on mtDNA COI and cDNA-AFLP analysis. *Journal of Integrative Agriculture*, 11: 206 – 214.
- Heraty J M, Woolley J B, Hopper K R, Hawks D L, Kim J W and Buffington M. 2007. Molecular phylogenetics and reproductive incompatibility in a complex of cryptic species of aphid parasitoids. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45: 480 – 493.
- Horowitz A R, Kontsedalov S, Khasdan V and Ishaaya I. 2005. Biotypes B and Q of *Bemisia tabaci* and their relevance to neonicotinoid and pyriproxyfen resistance. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 58: 216 – 225.
- Hu J, De Barro P J, Zhao H, Wang J, Nardi F and Liu S S. 2011. An extensive field survey combined with a phylogenetic analysis reveals rapid and widespread invasion of two alien whiteflies in China. *PLoS ONE*, 6: e16061.
- King R A, Tibble A L and Symondson W O C. 2008. Opening a can of worms: unprecedented sympatric cryptic diversity within British lumbricid earthworms. *Molecular Ecology*, 17: 4684 – 4698.
- Lin K, Wu K, Zhang Y and Guo Y. 2007. Overwintering and population dynamics of *Bemisia tabaci* biotype B in greenhouse during the spring in northern China. *Crop Protection*, 26: 1831 – 1838.
- Liu S S, Colvin J and De Barro P J. 2012. Species concepts as applied to the whitefly *Bemisia tabaci* systematics: how many species are there? *Journal of Integrative Agriculture*, 11: 176 – 186.
- Liu S S, De Barro P J, Xu J, Luan J B, Zang L S, Ruan Y M and Wan F H. 2007. Asymmetric mating interactions drive widespread invasion and displacement in a whitefly. *Science*, 318: 1769 – 1772.
- Luan J B and Liu S S. 2012. Differences in mating behavior lead to asymmetric mating interactions and consequential changes in sex ratio between an invasive and an indigenous whitefly. *Integrative Zoology*, 7: 1 – 15.
- Luo C, Jones C M, Devine G, Zhang F, Denholm I and Gorman K. 2010. Insecticide resistance in *Bemisia tabaci* biotype Q (Hemiptera: Aleyrodidae) from China. *Crop Protection*, 29: 429 – 434.
- Marubayashi J M, Yuki V A, Rocha K C G, Mituti T, Pelegriotti F M, Ferreira F Z, Moura M F, Navas-Castillo J, Moriones E, Pavan M A and Krause-Sakate R. 2012. At least two indigenous species of the *Bemisia tabaci* complex are present in Brazil. *Journal of Applied Entomology*, doi: 10.1111/j.1439 – 0418.2012.01714.x.
- Moffat A S. 1999. Plant pathology: geminiviruses emerge as serious crop threat. *Science*, 286: 1835.
- Mound L A and Halsey S H. 1978. *Whitefly of the World: A Systematic Catalogue of the Aleyrodidae (Homoptera) with Host Plant and Natural Enemy Data*. Chichester, UK: Wiley.
- Mound L A. 1963. Host-correlated variation in *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae). *Proceedings of Royal Entomological Society of London A*, 38: 171 – 180.
- Pan H P, Chu D, Ge D Q, Wang S L, Wu Q J, Xie W, Jiao X G, Liu B M, Yang X, Yang N N, Su Q, Xu B Y and Zhang Y J. 2011. Further spread of and domination by *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) biotype Q on field crops in China. *Journal of Economic Entomology*, 104: 978 – 985.
- Papayiannis L C, Brown J K, Seraphides N A, Hadjistyli M, Ioannou N and Katis N I. 2009. A real-time PCR assay to differentiate the B and Q biotypes of the *Bemisia tabaci* complex in Cyprus. *Bulletin of Entomological Research*, 99: 573 – 582.
- Parrella G, Scussillo L and Giorgini M. 2012. Evidence for a new genetic variant in the *Bemisia tabaci* species complex and the prevalence of the biotype Q in southern Italy. *Journal of Pest Science*, 85: 227 – 238.
- Perring T M, Cooper A D, Rodriguez R J, Farrar C A and Bellows T S, Jr. 1993. Identification of a whitefly species by genomic and behavioral studies. *Science*, 259: 74 – 77.
- Qiu B L, Ren S X, Wen S Y and Mandour N S. 2003. Biotype identification of the populations of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) in China using RAPD-PCR. *Acta Entomologica Sinica*, 46: 605 – 608.
- Qiu B L, Coats S A, Ren S X, Idris A M, Xu C X and Brown J K. 2007. Phylogenetic relationships of native and introduced

- Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) from China and India based on mtCOI DNA sequencing and host plant comparisons. *Progress in Natural Science*, 17: 645–654.
- Rao Q, Luo C, Zhang H Y, Guo X J and Devine G J. 2011. Distribution and dynamics of *Bemisia tabaci* invasive biotypes in central China. *Bulletin of Entomological Research*, 101: 81–88.
- Rao Q, Xu Y H, Luo C, Zhang H Y, Jones C M, Devine G J, Gorman K and Denholm I. 2012. Characterisation of neonicotinoid and pymetrozine resistance in strains of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) from China. *Journal of Integrative Agriculture*, 11: 321–326.
- Rosell R C, Bedford I D, Fröhlich D R, Gill R J, Brown J K and Markham P G. 1997. Analysis of morphological variation in distinct populations of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 90: 575–589.
- Sites J W, Jr and Marshall J C. 2004. Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 199–227.
- Sun D B, Xu J, Luan J B and Liu S S. 2011. Reproductive incompatibility between the B and Q biotypes of the whitefly *Bemisia tabaci*: genetic and behavioural evidence. *Bulletin of Entomological Research*, 101: 211–220.
- Teng X, Wan F H and Chu D. 2010. *Bemisia tabaci* biotype Q dominates other biotypes across China. *Florida Entomologist*, 93: 363–368.
- Vassiliou V A, Jagge C, Grispu M, Pietrantonio P V and Tsagkarakou A. 2008. Biotpe status of *Bemisia tabaci* from various crops in Cyprus. *Phytoparasitica*, 36: 400–404.
- Wang P, Crowder D W and Liu S S. 2012. Roles of mating behavioural interactions and life history traits in the competition between alien and indigenous whiteflies. *Bulletin of Entomological Research*, 102: 395–405.
- Wang P, Ruan Y M and Liu S S. 2010. Crossing experiments and behavioral observations reveal reproductive incompatibility among three putative species of the whitefly *Bemisia tabaci*. *Insect Science*, 17: 508–516.
- Wang P, Sun D B, Qiu B L and Liu S S. 2011. The presence of six cryptic species of the whitefly *Bemisia tabaci* complex in China as revealed by crossing experiments. *Insect Science*, 18: 67–77.
- Xu J, De Barro P J and Liu S S. 2010. Reproductive incompatibility among genetic groups of *Bemisia tabaci* supports the proposition that the whitefly is a cryptic species complex. *Bulletin of Entomological Research*, 100: 359–366.
- Zang L S, Jiang T, Xu J, Liu S S and Zhang Y J. 2006. SCAR molecular markers of the B biotype and two non-B populations of the whitefly, *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Chinese Journal of Agricultural Biotechnology*, 3: 189–194.

(责任编辑:彭露)

