

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2015.04.006

苹果蠹蛾种群遗传多样性研究进展

李玉婷, 陈茂华*

西北农林科技大学植物保护学院, 农业部西北黄土高原作物

有害生物综合治理重点实验室, 陕西 杨凌 712100

摘要: 苹果蠹蛾是重要的世界性果树害虫, 寄主广泛, 通过形成各种生态型或种群适应新入侵环境, 对当地果品生产造成严重损失。本文综述了国内外有关苹果蠹蛾遗传多样性的研究进展。相关研究表明, 寄主植物、地理隔离和杀虫剂等因素影响种群间的遗传多样性和遗传分化。其中, 地理隔离是种群间形成遗传分化的主要原因之一, 寄主分布格局、气候条件、虫体飞行能力和人为活动等因素都会影响种群间遗传分化的程度。苹果蠹蛾是我国重要的入侵害虫, 我国东北地区和西北地区的苹果蠹蛾种群具有不同的遗传多样性水平, 并且种群间有一定程度的分化, 今后需要进一步研究影响我国苹果蠹蛾种群遗传的重要因素, 明确该虫种群间分化情况、入侵来源和扩散路径, 这对于延缓苹果蠹蛾在我国的扩散, 制定合理有效的综合防治策略具有重要意义。

关键词: 苹果蠹蛾; 遗传多样性; 遗传分化

Recent advances concerning the population genetic diversity of the codling moth, *Cydia pomonella* (L.)

Yu-ting LI, Mao-hua CHEN*

Key Laboratory of Crop Pest Integrated Pest Management on the Loess Plateau, Ministry of Agriculture, College of Plant Protection, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

Abstract: The codling moth, *Cydia pomonella* is an important cosmopolitan fruit pest. This species has a wide host range, and forms various ecotypes or populations to adapt newly invaded habitats, thus causing serious economic losses to fruit production every year. The research progresses of *C. pomonella* genetic diversity in China and other counties were reviewed in the current paper. The previous research showed that some factors including host plants, geographic isolation and insecticide application could affect the population genetics of *C. pomonella*. Geographic isolation was one of the major factors which caused genetic differentiation of the pest, whilst other factors including host plant distribution, climate, flight capacity and anthropogenic measures could also influence the extent of genetic differentiation. *C. pomonella* populations from the northwestern vs. northeastern China have different level of genetic diversity, and show genetic differentiation. The further research need to be done to analyze the major factors that influence the population genetics of the codling moth in China, and to clarify the genetic differentiation, invasion origins, distribution routes of the pest, which will be important for slowing down the spread and help the development of integrated control of the pest in China.

Key words: codling moth; genetic diversity; genetic differentiation

苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* (L.) 属鳞翅目 Lepidoptera 卷蛾科 Tortricidae 小卷蛾属 *Cydia*, 分布于全世界大多数温带区域 (Shel'Deshova, 1967), 是世界性重要果树害虫之一。该虫起源于欧洲东南部, 之后随着苹果的移植和人为因素扩散到整个欧洲大陆, 目前已广泛分布于美洲、非洲、澳洲和亚洲除东亚以外的所有苹果产区 (林伟等, 1996; Franck *et al.*, 2007; Meraner *et al.*, 2008; Shel'Deshova, 1967)。苹果蠹蛾寄主广泛, 包括仁果类的苹果、苹果梨、沙果、梨、山楂、海棠, 核果类的桃、李、杏、枣、樱桃等植物 (杨瑞, 2008; Michelbacher & Ortega, 1958)。该虫主要以幼虫蛀果危害并取食种子, 有

收稿日期 (Received): 2015-06-08 接受日期 (Accepted): 2015-10-20

基金项目: 国家自然科学基金 (31071687); 教育部高等学校博士学科点专项科研基金 (博导类) (20110204110001); 国家科技支撑计划课题 (2012BAK11B03)

作者简介: 李玉婷, 女, 博士。研究方向: 分子生态学。E-mail: yutingli1989@163.com

* 通讯作者 (Author for correspondence), E-mail: maohua.chen@nwsuaf.edu.cn

转果为害习性,蛀果率普遍在 50% 以上,严重时可达 100%;其危害常造成大量落果,降低果品的产量和品质,对水果生产造成巨大损失,也严重影响水果的出口(李明远,2006; 万方浩等,2009; 张学祖,1957; 朱淑梅,2007; Barnes,1991)。

遗传多样性主要指种内不同群体或种群内不同个体间的遗传变异的总和(胡志昂和张亚平,1997; Hughes *et al.*,2008),可以体现在不同的水平上,而最直接和最显著的表现形式是遗传差异的程度。遗传多样性的根本来源是遗传物质的改变,但也受外在环境因素如寄主植物、地理隔离、农药使用、人为协助的扩散、气候等因素的影响和制约(Berg *et al.*,2002; Chen & Dorn,2009; DeChaine & Martin,2004; Feder *et al.*,1994; Fuentes-Contreras *et al.*,2014; Lande & Shannon,1996; Medina *et al.*,2014; Zheng *et al.*,2013)。苹果蠹蛾具有较强的适应性,通过形成各种生态型和种群成功适应不同的栖境,从而在寄主选择、抗药性、繁殖能力、活动能力等方面产生差异(Boivin *et al.*,2001、2003、2005; Gu *et al.*,2006; Keil *et al.*,2001; Neven,1999; Sauphanor *et al.*,1998; Schumacher *et al.*,1997; Timm *et al.*,2006),且一些特性可以在种群内遗传并在选择压力的作用下不断加强(Meraner *et al.*,2008; Timm *et al.*,2006)。

种群遗传多样性反映了物种对环境的适应能力,通过分析苹果蠹蛾不同种群间的遗传多样性,可以深入了解其种群结构动态和抗药性,揭示具有不同生物学特性的种群或生态型背后的遗传学基础,并为科学合理地制定防治策略提供依据。目前,针对苹果蠹蛾遗传多样性已开展了一系列的研究,本文主要从寄主隔离、地理隔离和抗药性等方面综述国内外有关苹果蠹蛾遗传多样性的研究,深入理解遗传多样性的变化规律。

1 国外苹果蠹蛾遗传多样性研究

1.1 不同寄主种群的遗传多样性

寄主植物与植食性昆虫在长期的演化过程中协同进化、相互作用(钦俊德,1995),昆虫对不同寄主植物的选择和适应是形成种群间遗传多样性的原因之一(Drès & Mallet,2002; Medina *et al.*,2014)。早期的生理学和行为学相关研究发现,采自苹果、李和核桃等寄主植物上的苹果蠹蛾存在明

显的生物学差异(Phillips & Barnes,1975)。有分析认为,苹果蠹蛾存在明显不同的寄主相关的寄主型,核桃寄主型来自苹果寄主型,李寄主型来自核桃寄主型(Barnes,1991; Phillips & Barnes,1975)。因此,苹果蠹蛾对不同寄主植物的适应性不仅影响种群的遗传多样性,而且对种群分化具有重要作用。

Buès *et al.*(1995)利用 7 个等位酶多态位点对来自法国和智利苹果、梨、核桃和杏的苹果蠹蛾种群进行分析,发现虽然不同寄主种群间遗传分化程度很低,但是不同种群的等位基因频率差异显著。Timm *et al.*(2006)通过 5 对 AFLP 引物对南非不同寄主植物(梨、苹果和核果)上的苹果蠹蛾种群间的遗传多样性进行研究,并选取 1 个英国田间种群和 1 个加拿大实验室种群用以比较,结果显示,南非种群间的遗传多样性高于英国和加拿大种群,且不同寄主植物上的种群间无遗传分化。Voudouris *et al.*(2012)用 11 个微卫星位点分析了希腊和法国苹果、梨和核桃上的苹果蠹蛾种群的遗传结构和基因流,结果表明,不同寄主种群间无显著分化且不影响苹果蠹蛾的遗传结构。Thaler *et al.*(2008)运用 AFLP 标记研究发现,采自意大利核桃和苹果上的苹果蠹蛾种群存在遗传分化。Chen & Dorn(2009)选取 9 个微卫星位点对瑞士的苹果、杏和核桃园中的苹果蠹蛾种群的遗传分化和基因流进行研究,结果表明,瓦莱州 3 种寄主植物上的苹果蠹蛾种群间存在显著的遗传分化,分析认为,苹果蠹蛾对寄主的产卵选择性以及寄主的物候差异造成了该虫种群间的分化。

1.2 不同地理种群的遗传多样性

地理隔离使生物种群的遗传多样性产生差异,是影响种群间基因交流和种群遗传结构,并促进种群间遗传分化的重要因素(Oldroyd & Fewell,2007; Slatkin,1993)。苹果蠹蛾分布范围广泛,且飞行能力较弱,地理屏障如峡谷、山脉、海拔等会限制苹果蠹蛾的扩散和迁移,从而影响种群间的遗传多样性。

Pashley & Bush(1979)利用等位酶多态性分析了南非、澳大利亚、奥匈帝国、智利、加拿大及新西兰等 6 个国家的苹果蠹蛾种群的遗传差异,结果表明这些种群间无显著的遗传分化。Espinoza *et al.*(2007)选取了 8 个微卫星位点对智利的 6 个苹果蠹蛾地理种群的遗传多样性进行了研究,结果显示,尽管一些种群间的地理距离约 180 km,但是种

群间遗传分化程度较低 ($FST=0.0\sim0.00097$), 地理距离和遗传距离间无显著相关性。Fuentes-Contreras *et al.* (2008) 对智利苹果蠹蛾种群的研究也表明, 与水果生产相关的人为活动促进了不同果园间苹果蠹蛾种群间的基因交流, 种群间的遗传分化程度较低 ($FST=0.002176$), 该地区果园管理模式 (废弃果园、有机果园、传统果园) 与苹果蠹蛾种群的遗传结构不相关。Franck *et al.* (2007) 使用 7 个微卫星位点研究了法国、意大利、亚美尼亚和智利的 27 个苹果蠹蛾种群的遗传多样性和遗传结构, 结果表明, 4 个国家的苹果蠹蛾种群间存在遗传分化, 遗传距离与地理距离相关, 但法国的 24 个苹果蠹蛾种群间遗传分化不明显。Timm *et al.* (2006) 发现, 南非的 9 个苹果蠹蛾地理种群间有显著的种群遗传结构, 当地苹果蠹蛾种群的基因流动较少, 相隔 1 km 以内的种群都存在遗传多样性。Thaler *et al.* (2008) 采用 AFLP 标记研究了意大利的苹果蠹蛾种群遗传多样性, 结果显示, 虽然苹果蠹蛾各种群内个体的遗传多样性很低, 但即使在小范围内, 苹果蠹蛾各种群间也显示出高水平的遗传分化; 分析认为, 分布地的微气候、生态环境和地理隔离使苹果蠹蛾种群分成许多局部种群, 害虫防治活动也对苹果蠹蛾具有选择压力, 这些因素影响了苹果蠹蛾意大利种群的遗传结构。Khaghanina *et al.* (2011) 利用 RAPD 标记分析了伊朗西北部 13 个地理种群的遗传结构, 结果显示, 种群间和种群内遗传分化显著, 遗传距离与地理距离显著相关, 认为苹果蠹蛾弱的飞行能力和当地的气候条件是影响其种群遗传分化的重要因素。Chen & Dorn (2009) 研究表明, 瑞士的 15 个苹果蠹蛾地理种群间存在显著的遗传分化, 即使来自距离较近 (10 km) 果园的苹果蠹蛾种群间遗传分化也非常明显; 分析认为, 造成该结果的主要因素是苹果蠹蛾自身迁移能力、人为因素以及地理隔离。Gund *et al.* (2012) 选取 6 个微卫星位点和线粒体 COI 基因分析了欧洲的苹果蠹蛾遗传多样性和遗传结构。微卫星结果表明, 4 个国家 (德国、瑞士、荷兰和奥地利) 所有种群的整体遗传分化不显著, 且遗传距离和地理距离不相关, 方差分析显示, 6 个地区的苹果蠹蛾种群间存在显著的遗传分化, 但莱茵河流域的 4 个地区种群间无显著的分化; 线粒体 COI 基因结果显示, 3 个国家 (德国、荷兰和奥地利) 的 8 个苹果蠹蛾种群的所有

单倍型分为 2 支, 德国的苹果蠹蛾种群与邻近国家的种群具有遗传分化。

1.3 抗药性种群的遗传多样性

防治苹果蠹蛾的主要方法有化学杀虫剂、干扰交配以及苹果蠹蛾颗粒体病毒 (CpGV), 其中化学杀虫剂是最主要的防治方法 (Fuentes-Contreras *et al.*, 2007; Voudouris *et al.*, 2012)。长期的化学防治和不合理的用药导致苹果蠹蛾对大多数杀虫剂产生抗性 (段辛乐等, 2015; Asser-Kaiser *et al.*, 2011; Franck *et al.*, 2007; Mota-Sanchez *et al.*, 2008; Reyes *et al.*, 2009; Rodríguez *et al.*, 2010)。杀虫剂选择压力促进了苹果蠹蛾种群间遗传差异的产生, 而抗性基因在种群中的积累和扩散会进一步影响苹果蠹蛾的遗传结构和遗传多样性 (Boivin *et al.*, 2005; Bouvier *et al.*, 2001; Meraner *et al.*, 2008)。

Franck *et al.* (2007) 对法国、意大利、亚美尼亚和智利的 27 个苹果蠹蛾抗性种群研究发现, 杀虫剂对这些苹果蠹蛾种群遗传多样性和微卫星等位基因丰富度的影响低于对种群遗传结构的影响。杀虫剂的使用影响了苹果蠹蛾种群动态, 并在一定程度上影响种群的等位基因丰富度。Cheney *et al.* (2008) 应用 AFLP 标记分析了德国 8 个 CpGV 抗性种群的遗传多样性, 结果显示, 苹果蠹蛾种群具有高的遗传多样性, 田间敏感种群遗传多样性略高于抗性种群, CpGV 处理的选择压力使抗性种群内部的遗传多样性随着时间推移而丢失。Meraner *et al.* (2008) 利用线粒体基因标记研究了意大利苹果蠹蛾的 21 个实验室种群和 4 个野外种群的遗传多样性和系统进化关系与除虫脲抗性之间的关系。结果表明, 意大利的苹果蠹蛾种群分为 2 个大的遗传群, 这 2 个遗传群很可能在更新世的前期或中期就已相互分离, 但除虫脲抗性和敏感种群间无显著的遗传分化, 未发现与除虫脲抗性相关的单倍型或单倍型组合, 因此, 线粒体单倍型分布模式不能预测田间杀虫剂选择压力下苹果蠹蛾种群的抗性。Thaler *et al.* (2008) 研究了意大利苹果蠹蛾除虫脲抗性种群的遗传多样性和遗传结构, 结果显示, 除虫脲抗性和敏感种群间无显著的分化, 除虫脲抗性 with 地理距离或遗传距离不相关, AFLP 标记不适用于田间苹果蠹蛾抗药性的预测。Franck & Timm (2010) 基于 3 个微卫星位点和 2 个杀虫剂抗性标记 (钠离子通道基因和细胞色素 P450 基因) 对法国

2 个苹果蠹蛾抗性种群的遗传多样性进行了研究。结果发现,杀虫剂的使用历史促进了 2 个种群的分化,微卫星和钠离子通道基因标记发现种群间无遗传结构,而细胞色素 P450 基因的结果显示,苹果蠹蛾种群中 P450 活性易受时间的影响。因此,杀虫剂使用是苹果蠹蛾种群间遗传多样性短暂变化的一个重要因素。Pajač *et al.* (2011) 选用 10 个微卫星位点对克罗地亚 3 个苹果蠹蛾种群的遗传结构和基因流进行了研究,其中 2 个种群在过去 15 年一直使用化学防治,1 个种群未使用化学防治,结果发现苹果蠹蛾种群间遗传分化不显著。Gund *et al.* (2012) 对苹果蠹蛾 CpGV-M 抗性和敏感种群的遗传多样性分析发现,抗性种群和敏感种群间遗传分化不显著,且种群水平和个体水平均没有与抗性相关的遗传结构。Kil' & Besedina (2013) 利用 RAPD 和微卫星标记研究了俄罗斯 2 个地区 5 个苹果蠹蛾种群的遗传多样性,发现杀虫剂处理和不处理的种群间遗传多样性差异不显著,杀虫剂的使用影响种群大小但不影响种群的遗传多样性。Fuentes-Contreras *et al.* (2014) 利用 5 个微卫星位点对智利一个农药防治的经济果园和未使用农药防治的果园 2 个世代的苹果蠹蛾种群遗传多样性和遗传结构进行了研究,结果表明,种群间存在显著的遗传分化,2 种类型果园中第 1 代和第 2 代苹果蠹蛾种群间遗传分化显著,成虫在果园周边的扩散影响种群动态,不对称的杀虫剂选择压力影响当地苹果蠹蛾种群的遗传结构。

2 国内苹果蠹蛾遗传多样性研究

苹果蠹蛾是我国禁止入境和全国检疫性有害生物,1953 年首次在我国新疆库尔勒地区被发现(张学祖,1957),随后扩散至新疆全境,20 世纪 80 年代中期该虫传入甘肃敦煌境内,并持续向东扩张,目前在张掖、酒泉、武威等地严重发生,正沿着河西走廊逼近我国苹果优势产区陕西及其东部地区(秦晓梅等,2006; 吴立峰,2015)。该虫 2006 年在黑龙江地区被发现,后在牡丹江市和鸡西市的大部分地区普遍发生(吴立峰,2015; 赵星民,2011)。近年来,苹果蠹蛾在我国的扩散速度加快,并且危害程度日趋加重,严重威胁我国水果产业的安全。

相较于国外,我国关于苹果蠹蛾种群遗传多样性和遗传结构的研究较少。董昆(2010)基于线粒体 COI 基因研究了新疆和甘肃的 10 个苹果蠹蛾种

群的遗传分化,结果表明,种群间的分化不明显,伊犁种群较为古老,可能是新疆或整个西部疫区最早的入侵地。李玉婷等(2013)基于线粒体 COI 基因序列对甘肃河西走廊 8 个苹果蠹蛾种群的遗传多样性和遗传分化进行了研究,发现河西走廊苹果蠹蛾遗传多样性较低,种群间具有一定程度的遗传分化,而种群间地理距离与遗传距离不相关。门秋雷(2012)和 Men *et al.* (2013) 选用 8 个微卫星位点对我国 12 个苹果蠹蛾种群的遗传结构和遗传多样性进行分析,并采集了德国和瑞士的种群作为对照。结果表明,相较于德国和瑞士种群,我国苹果蠹蛾种群的遗传多样性较低,而东北种群的遗传多样性高于西北种群,虽然未发现瓶颈效应,但入侵过程中奠基者种群连续的扩散导致遗传多样性的降低,东北地区较高的遗传多样性可能来源于多次入侵;苹果蠹蛾种群在分布上具有明显的遗传结构,而东北的 2 个种群与德国和瑞士的种群具有相似的遗传结构,因此欧洲可能是我国东北地区苹果蠹蛾种群的入侵来源之一;西北种群间地理距离与遗传距离不相关,但 2 个东北种群加入后变得显著相关,且东北和西北种群间有高的遗传分化。李玉婷(2013)和 Li *et al.* (2015) 通过 3 个线粒体基因标记(COI、COII 和 Cytb)对我国主要疫区新疆、甘肃和黑龙江的 14 个苹果蠹蛾的遗传多样性和遗传分化进行了研究,并加入 9 个国外种群分析我国苹果蠹蛾的入侵来源。结果显示,东北种群与国外田间种群均表现高的单倍型数量和高的遗传多样性,但西北种群遗传多样性明显较低;东北和西北种群均与国外种群共享一些单倍型,且单倍型在东北和西北的分布不同,东北种群拥有较多的独享单倍型,而西北种群的大量个体共享几个单倍型;新疆和甘肃种群间遗传分化不显著,但东北和西北种群间遗传分化显著,并且东北、西北和欧洲种群间遗传分化显著。分析认为,东北和西北种群具有不同的入侵来源,苹果蠹蛾首先从中亚入侵到新疆,随后从新疆传到甘肃,而东北种群与俄罗斯相邻,频繁的贸易交流加速了苹果蠹蛾的入侵。

3 总结与展望

苹果蠹蛾是扩散能力较弱的蛾类害虫,其种群遗传结构和遗传多样性容易受到分布地区的环境因子和人为活动的影响,因此在世界不同地区,该虫具有不同的遗传多样性和遗传结构特点,其综合

防治要考虑当地的遗传多样性和遗传分化情况。苹果蠹蛾入侵我国后整体遗传多样性水平降低,不同地理种群间有一定程度的分化,但东北地区苹果蠹蛾种群遗传多样性水平和遗传结构与欧洲地区相似,表明欧洲可能是东北地区苹果蠹蛾的入侵来源之一,而西北的苹果蠹蛾种群可能来自中亚地区。

针对入侵害虫种群遗传多样性的研究不仅有利于全面了解其遗传分化、适应性、入侵来源和扩散路径,而且对入侵种群的防治具有重要的指导意义。目前,有关我国苹果蠹蛾遗传多样性的研究仍较少,今后需深入研究寄主、地理环境和气候条件、农药的选择压力等因素对我国苹果蠹蛾种群的影响,进一步明确该虫种群间分化情况、入侵来源和扩散路径,从而制定合理有效的综合防治策略,切断或延缓苹果蠹蛾在我国的进一步传播扩散。

参考文献

董昆. 2010. 基于 COI 基因的苹果蠹蛾地理种群遗传差异分析及幼虫快速分子鉴定. 杨凌: 西北农林科技大学.

段辛乐, 乔宪凤, 陈茂华. 2015. 苹果蠹蛾抗药性研究进展. 生物安全学报, 24(1): 1-8.

胡志昂, 张亚平. 1997. 中国动植物的遗传多样性. 杭州: 浙江科学技术出版社.

李明远. 2006. 苹果蠹蛾的发生与防治. 河北果树, (6): 14.

李玉婷. 2013. 基于线粒体基因标记的我国苹果蠹蛾遗传多样性与入侵来源分析. 杨凌: 西北农林科技大学.

李玉婷, 王康, 郑燕, 门秋雷, 钱路, 安榆林, 冯纪年, 张雅林, 陈茂华. 2013. 甘肃河西走廊苹果蠹蛾种群遗传分化研究——基于 COI 基因序列分析. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 41(9): 85-90.

林伟, 林长军, 宠金. 1996. 生态因子在苹果蠹蛾地理分布中的作用. 植物检疫, 10(1): 1-7.

门秋雷. 2012. 基于微卫星分子标记的中国疫区内苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* (L.) 种群遗传多样性和遗传结构研究. 杨凌: 西北农林科技大学.

钦俊德. 1995. 昆虫与植物关系的研究进展和前景. 动物学报, 41(1): 12-20.

秦晓梅, 马德成, 张煜, 李广华, 王培. 2006. 苹果蠹蛾在我国西北发生危害情况. 植物检疫, 20(2): 95-96.

万方浩, 马子龙, 马瑞燕, 王瑞, 王源超, 左平, 冯洁, 冯玉龙, 等. 2009. 中国生物入侵研究. 北京: 科学出版社.

吴立峰. 2015. 2014 年全国植物检疫性有害生物发生情况分析. 中国植保导刊, (8): 62-63.

杨瑞. 2008. 苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* (L.) 在中国的适生性研究. 杨凌: 西北农林科技大学.

张学祖. 1957. 苹果蠹蛾 (*Carpocapsa pomonella* L.) 在我国的新发现. 昆虫学报, 7(4): 467-472.

赵星民. 2011. 北方寒地苹果蠹蛾发生规律及综合防治研究. 植物检疫, 25(1): 87-88.

朱淑梅. 2007. 苹果蠹蛾的发生与防治. 河北果树, (6): 41.

Asser-Kaiser S, Radtke P, El-Salamouny S, Winstanley D and Jehle J A. 2011. Baculovirus resistance in codling moth (*Cydia pomonella* L.) caused by early block of virus replication. *Virology*, 410: 360-367.

Barnes M M. 1991. Codling moth occurrence, host race formation and damage// Geest L P S and Evenhuis H H. *Tortricid Pest: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Amsterdam, the Netherlands: Elsevier, 313-328.

Berg D J, Garton D W, Macisaac H J, Panov V E and Telesh I V. 2002. Changes in genetic structure of North American *Bythotrepes* populations following invasion from Lake Ladoga, Russia. *Freshwater Biology*, 47: 275-282.

Boivin T, Bouvier J C, Chadoeuf J, Beslay D and Sauphanor B. 2003. Constraints on adaptive mutations in the codling moth *Cydia pomonella* (L.): measuring fitness trade-off and natural selection. *Heredity*, 90: 107-113.

Boivin T, Chabert d'Hieres C, Bouvier J C, Beslay D and Sauphanor B. 2001. Pleiotropy of insecticide resistance in the codling moth, *Cydia pomonella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99: 381-386.

Boivin T, Chadoeuf J, Bouvier J C, Beslay D and Sauphanor B. 2005. Modelling the interactions between phenology and insecticide resistance genes in the codling moth. *Pest Management Science*, 61: 53-67.

Bouvier J C, Buès R, Boivin T, Boudinhon L, Beslay D and Sauphanor B. 2001. Deltamethrin resistance in the codling moth (Lepidoptera: Tortricidae): inheritance and number of genes involved. *Heredity*, 87: 456-462.

Buès R, Toubon J F and Poitout H S. 1995. Variabilité écophysiological et enzymatique de *Cydia pomonella* L en fonction del' origine géographique et de la plante hôte. *Agronomie*, 15: 221-231.

Chen M H and Dorn S. 2009. Microsatellites reveal genetic differentiation among populations in an insect species with high genetic variability in dispersal, the codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae). *Bulletin of Entomological Research*, 14: 1-11.

Cheney S, Hadapad A B and Zebitz C P W. 2008. AFLP analysis of genetic differentiation in CpGV resistant and susceptible *Cydia pomonella* (L.) populations. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Ento-*

- mologie*, 16: 117–120.
- DeChaine E G and Martin A P. 2004. Historic cycles of fragmentation and expansion in *Parnassius smintheus* (Papilionidae) inferred using mitochondrial DNA. *Evolution*, 58: 113–127.
- Drès M and Mallet J. 2002. Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 357: 471–492.
- Espinoza J L, Fuentes-Contreras E, Barros W and Ramírez C C. 2007. Utilización de microsatélites para la determinación de la variabilidad genética de la polilla de la manzana *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) en Chile central. *Agricultura Técnica (Chile)*, 67: 244–252.
- Feder J L, Opp S B, Wlazlo B, Reynolds K, Go W and Spisak S. 1994. Host fidelity is an effective premating barrier between sympatric races of the apple maggot fly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 91: 7990–7994.
- Franck P, Reyes M, Olivares J and Sauphanor B. 2007. Genetic differentiation in the codling moth: comparison between microsatellite and insecticide resistant markers. *Molecular Ecology*, 16: 3554–3564.
- Franck P and Timm A E. 2010. Population genetic structure of *Cydia pomonella*: a review and case study comparing spatiotemporal variation. *Journal of Applied Entomology*, 134: 191–200.
- Fuentes-Contreras E, Basoalto E, Franck P, Lavandero B, Knight A L and Ramírez C C. 2014. Measuring local genetic variability in populations of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) across an unmanaged and commercial orchard interface. *Environmental Entomology*, 43: 520–527.
- Fuentes-Contreras E, Espinoza J L, Lavandero B and Ramírez C C. 2008. Population genetic structure of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) from apple orchards in central Chile. *Journal of Economic Entomology*, 101: 190–198.
- Fuentes-Contreras E, Reyes M, Barros W and Sauphanor B. 2007. Evaluation of azinphos-methyl resistance and activity of detoxifying enzymes in codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) from central Chile. *Journal of Economic Entomology*, 100: 551–556.
- Gu H N, Huhges J and Dorn S. 2006. Trade-off between mobility and fitness in *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae). *Ecological Entomology*, 31: 68–74.
- Gund N A, Wagner A, Timm A E, Schulze-Bopp S, Jehle J A, Johannesen J and Reineke A. 2012. Genetic analysis of *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) populations with different levels of sensitivity towards the *Cydia pomonella* granulovirus (CpGV). *Genetica*, 140: 235–247.
- Hughes A R, Inouye B D, Johnson M T J, Underwood N and Vellend M. 2008. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, 11: 609–623.
- Keil S, Gu H N and Dorn S. 2001. Response of *Cydia pomonella* to selection on mobility: laboratory evaluation and field verification. *Ecological Entomology*, 26: 495–501.
- Khaghanina A, Mohammadi S A, Sarafrazi A M and Nejad K H I. 2011. Population variation of codling moth *Cydia pomonella* (Lep. ; Tortricidae) based on molecular data from north-western Iran. *Turkish Journal of Zoology*, 35: 571–578.
- Kil' V I and Besedina E N. 2013. Variability of molecular genetic structure in codling moth *Cydia pomonella* (L.) populations under the influence of insecticides and environmental stress. *Agriculture Biology*, 1: 61–67.
- Lande R and Shannon S. 1996. The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. *Evolution*, 50: 434–437.
- Li Y T, Duan X L, Qiao X F, Li X Y, Wang K, Men Q L and Chen M H. 2015. Mitochondrial DNA revealed the extent of genetic diversity and invasion origin of populations from two separate invaded areas of a newly invasive pest, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae) in China. *Bulletin of Entomological Research*, 105: 485–496.
- Medina R, Szendrei Z, Harrison K, Isaacs R, Averill A, Malo E and Rodriguez-Saona C. 2014. Exploring host-associated differentiation in the North American native cranberry fruitworm, *Acrobasis vaccinii*, from blueberries and cranberries. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 150: 136–148.
- Men Q L, Chen M H, Zhang Y L and Feng J N. 2013. Genetic structure and diversity of a newly invasive species, the codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae) in China. *Biological Invasions*, 15: 447–458.
- Meraner A, Brandstätter A, Thaler R, Aray B, Unterlechner M, Niederstätter H, Parson W, Zelger R, Dalla Via J and Dallinger R. 2008. Molecular phylogeny and population structure of the codling moth (*Cydia pomonella*) in Central Europe: I. Ancient clade splitting revealed by mitochondrial haplotype markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 825–837.
- Michelbacher A E and Ortega J C. 1958. A technical study of insects and related pests attacking walnuts. *California Agriculture Experimental Station Bulletin*, 764: 1–87.
- Mota-Sanchez D, Wise J C, Poppen R V, Gut L J and Holling-

- worth R M. 2008. Resistance of codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae), larvae in Michigan to insecticides with different modes of action and the impact on field residual activity. *Pest Management Science*, 64: 881–890.
- Neven L G. 1999. Cold hardiness adaptations of codling moth, *Cydia pomonella*. *Cryobiology*, 38: 43–50.
- Oldroyd B P and Fewell J H. 2007. Genetic diversity promotes homeostasis in insect colonies. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 408–413.
- Pajač I, Barić B, Šimon S, Mikac K M and Pejić I. 2011. An initial examination of the population genetic structure of *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) in Croatia apple orchards. *Journal of Food Agriculture and Environment*, 9: 459–464.
- Pashley D P and Bush G L. 1979. The use of allozymes in studying insect movement with special reference to the codling moth, *Laspeyresia pomonella* (L.) (Olethreutidae) // Rabb R L and Kennedy G G. *Movement of Highly Mobile Insects: Concepts and Methodology in Research*. Raleigh: North Carolina State University Press, 333–341.
- Phillips P A and Barnes M M. 1975. Host race formation among sympatric apple, walnut, and plum populations of the codling moth, *Laspeyresia pomonella*. *Annals of the Entomological Society of America*, 68: 1053–1060.
- Reyes M, Franck P, Olivares J, Margaritopoulos J, Knight A and Sauphanor B. 2009. Worldwide variability of insecticide resistance mechanisms in the codling moth, *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae). *Bulletin of Entomological Research*, 99: 359–369.
- Rodríguez M A, Bosch D, Sauphanor B and Avilla J. 2010. Susceptibility to organophosphate insecticides and activity of detoxifying enzymes in Spanish populations of *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Economic Entomology*, 103: 482–491.
- Sauphanor B, Brosse V, Monier C and Bouvier J C. 1998. Differential ovicidal and larvicidal resistance to benzoylureas in the codling moth, *Cydia pomonella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 88: 247–253.
- Schumacher P, Weyeneth A, Weber D C and Dorn S. 1997. Long flights in *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) measured by a flight mill: influence of sex, mated status and age. *Physiological Entomology*, 22: 149–160.
- Shel'Deshova G G. 1967. Ecological factors determining distribution of the codling moth *Lapspeyresia pomonella* L. in the Northern and Southern Hemispheres. *Entomological Review*, 46: 349–361.
- Slatkin M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, 47: 264–279.
- Thaler R, Brandstätter A, Meraner A, Chabicovski M, Parson M, Zelger R, Dalla Via J and Dallinger R. 2008. Molecular phylogeny and population structure of the codling moth (*Cydia pomonella*) in Central Europe: II. AFLP analysis reflects human-aided local adaptation of a global pest species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 838–849.
- Timm A E, Geertsema H and Warnich L. 2006. Gene flow among *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) geographic and host populations in South Africa. *Journal of Economic Entomology*, 99: 341–348.
- Voudouris C C, Franck P, Olivares J, Sauphanor B, Mamuris Z, Tsitsipis J A and Margaritopoulos J T. 2012. Comparing the genetic structure of codling moth *Cydia pomonella* (L.) from Greece and France: long distance gene-flow in a sedentary pest species. *Bulletin of Entomology Research*, 102: 185–198.
- Zheng Y, Peng X, Liu G M, Pan H Y, Dorn S and Chen M H. 2013. High genetic diversity and structured populations of the oriental fruit moth in its range of origin. *PLoS ONE*, 8: e78476.

(责任编辑:杨郁霞)

