

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.20250063

# 烟粉虱隐种调查与干燥适应性研究

刘军伟, 王宏亮, 邓书芳, 王文博, 翟欣, 任荣栋, 余昊\*

河南科技学院植物保护与环境学院, 河南新乡 453003

**摘要:** 【目的】调查我国部分地区烟粉虱隐种组成格局, 并进行关键发育指标和干燥适应性研究, 阐明烟粉虱通过表皮脂质重构实现水分保持的生理机制, 为制定其区域适应性防控策略提供科学依据。【方法】在我国部分地区进行烟粉虱的田间监测与样本采集, 于室内设置不同相对湿度梯度 (RH20%±1%、50%±1%、70%±1%), 探究 MEAM1 型烟粉虱即中亚小亚细亚 1 (*Bemisia tabaci Gennadius* Middle East-Asia Minor 1, 也称 B 型烟粉虱)、MED 型地中海 (Mediterranean, MED) 和 ZHJ-1 型 (China ZHJ-1) 3 个关键隐种的 F<sub>0</sub> 和 F<sub>1</sub> 代个体的卵孵化率、化蛹率、羽化率和死亡率等关键发育指标; 运用非靶向代谢组学的 GC-MS 技术, 分析不同地区集的 MED 隐种烟粉虱的表皮碳氢化合物 (cuticular hydrocarbons, CHCs) 组分。【结果】基于 NCBI 数据库的 BLAST 同源性比对结果显示, 三亚和杭州种群同时存在 MEAM1 和 ZHJ-1 2 种隐种, 而其余 10 个地区 (占采样区域的 83.3%) 仅检测到 MED 隐种。20% RH (干旱胁迫) 条件下, MED 隐种表现出显著的环境适应性优势; 其卵孵化率 (70.3%±2.1%)、化蛹率 (69.8%±1.9%)、羽化率 (68.7%±2.3%) 和单雌产卵量 [ (412±18) 粒 ] 均显著高于 MEAM1 和 ZHJ-1 (P<0.05), 且成虫死亡率 (59.5±2.4%) 为三者中最低。GC-MS 分析共鉴定出 18 种在不同地理区域 MED 隐种间存在显著含量差异的 CHC 成分。【结论】MED 隐种在我国烟粉虱种群中占据主导地位, 并在干旱胁迫 (20% 相对湿度) 下较 MEAM1 型和 ZHJ-1 型表现出显著适应性优势。表皮碳氢化合物 2-甲基十七烷 (2-Me-C17) 的相对含量与采样地湿度呈显著负相关, 提示其在表皮水分保持和干旱适应中起关键作用。

**关键词:** 烟粉虱; 隐种; 环境适应性; 湿度; 表皮碳氢化合物

## Survey and drought adaptability evaluation of *Bemisia tabaci* cryptic species

LIU Junwei, WANG Hongliang, DENG Shufang, WANG Wenbo, ZHAI Xin,  
REN Rongdong, YU Hao\*

College of Plant Protection and Environment, Henan Institute of Science and Technology,  
Xinxiang, Henan 453003, China

**Abstract:** 【Aim】 This study investigates the composition patterns of *Bemisia tabaci* cryptic species in some regions of China and studies key developmental indicators and drought adaptability, aiming to elucidate the physiological mechanism by which *B. tabaci* maintains water retention through cuticular lipid remodeling and provide a scientific basis for developing control strategies tailored to different regions. 【Method】 Field monitoring and sample collection of *B. tabaci* were conducted in selected regions of China. Under laboratory conditions, different relative humidity gradients (RH 20%±1%, 50%±0%, and 70%±1%) were established to investigate key developmental indicators including egg hatching rate, pupation rate, eclosion rate, and mortality rate of the F<sub>0</sub> and F<sub>1</sub> generations of three key cryptic species: Middle East-Asia Minor 1 (MEAM1, also known as B-biotype), Mediterranean (MED), and China ZHJ-1 (ZHJ-1). Non-targeted metabolomics based on GC-MS was employed to analyze the cuticular hydrocarbon (CHC) components of MED cryptic species collected from different regions. 【Result】 BLAST comparison results based on the NCBI database showed that both the Sanya and Hangzhou populations contained two cryptic species, MEAM1 and ZHJ-1, while the populations in other 10 sampling regions (accounting for 83.3% of the total) only contained the MED cryptic species. Under 20% RH (drought stress) conditions, the MED cryptic species exhibited significantly greater environmental adaptability, with the egg hatching rate (70.3%±2.1%), pupation rate (69.8%±1.9%), eclosion rate (68.7%±2.3%), and number of eggs laid per female (412

收稿日期 (Received): 2025-04-30 接受日期 (Accepted): 2025-07-29

基金项目: 河南省重点研发专项 (241111311900)

作者简介: 刘军伟, 男, 副教授。研究方向: 生物与医药。E-mail: Liujunwei@hist.edu.cn

\* 通信作者 (Author for correspondence), 余昊, E-mail: yuhao@hist.edu.cn

$\pm 18$ ) being higher than those of MEAM1 and ZHJ-1 ( $P < 0.05$ ), while its adult mortality rate ( $59.5\% \pm 2.4\%$ ) was the lowest among the three. GC-MS analysis identified 18 CHC components with significantly different abundance among MED cryptic species from different geographical regions. 【Conclusion】 The MED cryptic species dominates the *B. tabaci* populations in China and demonstrates significantly stronger adaptability under drought stress (20% RH) than the MEAM1 and ZHJ-1 cryptic species. The relative content of the CHC component 2-methylheptadecane (2-Me-C17) shows a significantly negative correlation with the RH of the sampling locations, which suggests the key role of this component in cuticular water retention and drought adaptation.

**Key words:** *Bemisia tabaci*; cryptic species; environmental adaptation; humidity; cuticular hydrocarbons

烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 作为一种全球性分布的农业害虫, 其生态适应性及演化特征备受关注。烟粉虱自 1889 年在希腊首次被发现以来 (Tay *et al.*, 2012), 已形成跨洲际分布格局, 现广泛分布于亚洲、欧洲、非洲及美洲等主要农业产区 (Oliveira *et al.*, 2001)。其寄主多样性显著, 涵盖 74 科 600 余种维管束植物, 特别对茄科、十字花科等经济作物构成严重威胁 (Papalexiou *et al.*, 2021)。该害虫通过三重致害途径造成严重经济损失: 直接刺吸干扰植物正常生理活动; 分泌的蜜露诱发煤污病; 作为媒介可传播 400 余种植物病毒 (常晓丽等, 2024; 高正良, 2012; Basit *et al.*, 2012; Paktiyanathan *et al.*, 2015)。作为典型的隐种复合体 (cryptic species complex), 烟粉虱展现出显著的种内遗传分化特征。尽管各隐种在形态学上具有趋同性, 但其生物学特性存在显著差异, 精确的隐种鉴定已成为构建区域适应性防控体系的重要前提。

目前, 全球已确认 40 余个烟粉虱隐种, 其中地中海隐种 (Mediterranean, MED, 又称 Q 型) 与中东-小亚细亚 1 型隐种 (*Bemisia tabaci* Gennadius Middle East-Asia Minor 1, MEAM1, 又称 B 型) 已形成泛域性分布格局, 占据除南极洲外的主要农业生态区, 其余隐种则呈现区域性分布特征 (Gautam *et al.*, 2022; Sani *et al.*, 2020; Tay *et al.*, 2017; Xue *et al.*, 2022)。我国烟粉虱种群动态呈典型的入侵替代模式。MEAM1 隐种作为入侵种, 于 20 世纪 90 年代中后期定殖 (Guo *et al.*, 2012; Tang *et al.*, 2019), 通过生态位竞争策略 (包括取食行为可塑性、生殖策略优化) 及宿主适应性进化逐步取代本土隐种 (Tang *et al.*, 2019)。自 2009 年起发生显著优势种更替现象, MED 隐种逐渐取代 MEAM1 隐种成为优势种群 (Bonato *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2023)。比较生物学研究表明, MED 隐种在抗药性基因表达、耐药代谢酶活性及极端温度适应性等方面均表现出显著进化优势, 这可能是其成功实现二

次生态替代的关键机制 (Zheng *et al.*, 2022)。

昆虫抗旱性的关键生理机制在于减少水分流失, 其中表皮失水是主导途径。作为昆虫与环境的界面屏障, 角质层蜡质层 (主要成分为表皮碳氢化合物, cuticular hydrocarbons, CHCs) 构成关键的防水体系。CHCs 是由烯烃、直链烷烃和甲基支链烷烃 (C21-C40) 组成的复合物, 其组成受遗传与环境因素调控。研究表明, CHCs (特别是甲基支链烷烃) 在多种昆虫, 如德国小蠊 *Blattella germanica* Linnaeus (Pei *et al.*, 2024)、银叶粉虱 *Bemisia argentifolii* Bellows & Perring (Nelson *et al.*, 1994)、豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Chen *et al.*, 2016; Qiao *et al.*, 2024)、果蝇属 *Drosophila* (Qiu *et al.*, 2012) 中具有显著保水功能, 且碳链长度与保水效能正相关。

昆虫适应湿度环境的生理机制与其体表蜡质层的结构特征密切相关。该蜡质层主要由长链烷烃构成 (占比 > 60%), 厚度约 0.5 ~ 1.2  $\mu\text{m}$ , 在维持水分平衡和增强环境抗逆性方面发挥关键作用 (Botella-cruz *et al.*, 2017)。研究发现, 水生甲虫科 Dytiscidae 和水龟虫 *Enochrus jesuarribasi* 成虫的表皮碳氢化合物组成谱具有高支链烷烃与低不饱和烯烃的特征, 这种组成与陆生拟步甲科 Tenebrionidae 甲虫相似, 表明甲基支链结构可能在生物体抗干燥适应过程中发挥关键进化作用 (Botella-cruz *et al.*, 2017; Cunningham *et al.*, 2015; Menzel *et al.*, 2017)。Wang *et al.* (2022) 通过对 50 种果蝇属 *Drosophila* 的系统分析进一步证实, 种间抗干燥性差异的核心决定因子是 CHC 成分的组成特征, 特别是甲基支链碳氢化合物 (mbCHCs) 的链长多态性。上述研究共同揭示, CHC 的化学结构特征 (包括支链类型、链长分布) 及其相对含量共同构成了昆虫抗旱适应性的分子基础。而在入侵害虫体系 (如烟粉虱) 中, 干旱胁迫如何调控表皮蜡质层动态重构及其 CHC 组成变化, 进而驱动种群生态适应

性进化的分子机制,目前仍未得到系统阐明。

本研究通过采集中国不同地理种群的烟粉虱样本,基于线粒体细胞色素氧化酶 I (mtCOI) 基因标记法进行隐种分子鉴定,针对 MEAM1、MED 及 ZHJ-1 3 种隐种,通过梯度湿度条件(20%~70% RH),系统研究其  $F_0$  和  $F_1$  世代的关键生长发育参数,包括卵孵化率、若虫、蛹转化率及成虫羽化率,同时采用气相色谱-质谱联用技术定量分析 12 个地理种群成虫表皮碳氢化合物组分,通过主成分分析与偏最小二乘回归法筛选出与耐旱表型显著相关的特征性 CHC 标志物(C23-C33 正构烷烃及支链烷烃),构建基于化学表型的干旱适应度评估模型,以期揭示表皮碳氢化合物组成多态性与环境适应性间的定量关系,阐明烟粉虱通过表皮脂质重构实现水分保持的生理机制,为制定区域适应性防控策略提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 烟粉虱的采集与种群构建

2024 年 5—8 月在全国范围内多个地区开展烟粉虱的田间监测与样本采集工作。采样点覆盖中国东部湿润区(海口、杭州)、西北干旱区(吐鲁番、敦煌)、中部过渡带(武汉、西安)及北方温带(沈阳、呼和浩特),兼顾了气候梯度与生态类型的多样性。采样选择在晴朗无风的晨间或傍晚时段进行,详细记录采集日期、地点、环境温湿度。

采样方法为五点取样法。基于烟粉虱偏好聚集于茄 *Solanum melongena* L. 叶片背面的特性,本研究主要采集各采样点茄子植株上的烟粉虱成虫,采集时轻柔翻转茄子叶片,使用特制负压吸尘器将成虫个体精准吸入 1.5 mL 无酶离心管中。样本经干冰瞬时低温麻醉后,立即转移至 RNA later 保存液中,随后转运至实验室,保存于  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  超低温冰箱,以备后续分子生物学分析。

将不同地理来源的烟粉虱卵收集至实验室,在培养室中以无菌栽培的棉花 *Gossypium* spp. 幼苗作为标准化寄主进行继代饲养,培养室面积为  $12\text{ m}^2$ ,将盆栽的三叶期棉花苗放在  $50\times 50$  的 100 目养虫笼中,每个养虫笼放 6 株棉花苗,培养室放置 10 个养虫笼。培养环境严格控制在温度  $(25\pm 2)\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、相对湿度  $70\%\pm 5\%$ 、光周期 14 h:10 h [光照度  $(3\ 000\pm 500)\text{ lx}$ ] 的条件下,每日监测寄主植物的健康状况。

### 1.2 烟粉虱隐种鉴定

隐种鉴定采用分子生物学方法进行:利用 CTAB 法提取单头成虫基因组 DNA;基于线粒体 DNA 细胞色素 C 氧化酶亚基 I (mtDNA COI) 基因设计特异性引物进行 PCR 扩增。所用引物序列为:正向引物 5'-CTGGTTYTTTGGTCATCCRGARGT-3',反向引物 5'-CAATCAGCATAATCTGAATATCG-3'。通过 1% 琼脂糖凝胶电泳分离扩增产物。采用 EB 染色及凝胶成像系统对电泳条带进行观察分析。若成像结果显示除目标条带外存在其他条带,表明可能出现非特异性扩增,需进行胶回收。小心切取目标条带,并使用 EasyPure™ Quick Gel Extraction Kit 对目标 DNA 片段进行回收与纯化。将该目的片段测序后,与 NCBI 数据库中已知烟粉虱隐种序列进行比对。经三轮单雌系纯化筛选后,将各隐种分别接种于健康棉花幼苗(三叶期),并于  $(25\pm 1)\text{ }^{\circ}\text{C}$  培养室中建立独立的饲养体系(每处理  $\geq 50$  头个体)

为确保种群遗传纯度,每世代(约 18~25 d)随机抽取 10% 个体进行 mtCOI 单倍型复检。连续 6 代经分子标记验证的成虫群体最终被用于后续试验,期间所有种群均维持于隔离培养室,避免交叉污染。

### 1.3 不同湿度对烟粉虱隐种生长发育的影响

试验用烟粉虱于接种前在人工培养室中饲养,供试植物为盆栽棉花幼苗[株高  $(25\pm 2)\text{ cm}$ ,具 4~5 片真叶],培养条件同 1.1 节所述。

本试验在人工气候箱中进行,箱内温度控制在温度  $(25\pm 0.5)\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、光照度  $(8\ 000\pm 500)\text{ lx}$ 。湿度调控采用精密湿度调节系统,该系统由聚碳酸酯透明培养室( $30\text{ cm}\times 50\text{ cm}$ )、多孔聚苯乙烯承载板(孔径 5 cm)及不锈钢支撑架组成。各组件连接处使用氰基丙烯酸酯粘合剂(loctite 401)与硅酮密封胶(dow corning 732)进行气密处理,系统漏气率低于  $0.5\% \cdot \text{h}^{-1}$ 。湿度调节系统采用动态平衡法,分别以无水氯化锂饱和溶液(RH20%)、硝酸钾饱和溶液(RH50%)及硫酸钾饱和溶液(RH70%)维持目标湿度条件,并利用经 NIST 可溯源标准校准的数字式温湿度记录仪(testo 174H)实时监测。设定湿度处理分别为  $\text{RH}20\%\pm 1\%$ 、 $50\%\pm 1\%$ 、 $70\%\pm 1\%$ ,每个处理设 3 个生物学重复。

预实验检测孵化率时发现,叶片蒸腾作用在叶

表微环境中形成的湿度与培养室及气候箱所显示的湿度无显著差异。通过 LI-6800 光合仪监测气孔导度(稳定在  $0.25 \pm 0.03 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 验证叶片生理稳态后,使用吸虫器分别吸取来自沈阳的 MED 型、海口的 MEAM1 型及浙江的 ZHJ-1 型烟粉虱成虫(雌雄各 50 头),接入棉花幼苗上。成虫产卵 48 h 后移除,采用体视显微镜(Leica M205C)每日记录卵孵化数量,并计算  $F_0$  代累计孵化率( $\text{HR}/\% = \Sigma N_i/N_0 \times 100$ ),同时统计产卵量雌雄比例等指标。

$F_1$  代虫源取自  $F_0$  代羽化所得的雌雄成虫各 20 头。接入实验装置后持续观察其产卵行为,直至成虫停止产卵后移出。随后在各组设定湿度条件下系统记录产卵数、卵孵化率、羽化率及羽化成虫的雌雄比例等参数。烟粉虱死亡判定标准如下:(1) 卵与蛹:干瘪变黑;(2) 成虫:以昆虫针轻触无反应。上述死亡状态需持续 48 h 方判定为死亡。

#### 1.4 烟粉虱隐种表皮碳氢化合物成分检测

1.4.1 烟粉虱隐种表皮碳氢化合物提取 采集不同地理区域的烟粉虱成虫样本,分装于 2 mL 色谱瓶中,于  $-20 \text{ }^\circ\text{C}$  保存备用。参照 Chen *et al.* (2016) 的方法,称取 10 mg 虫体样本置于色谱瓶,加入 250  $\mu\text{L}$  正己烷萃取溶剂及 500 ng 正十六烷(C16)内标溶液。基于预试验结果:烟粉虱表皮碳氢化合物中未检出 C16 组分,因此选择 C16 作为内标。

提取与纯化流程如下:(1) 初级萃取:将混合体系轻柔振荡洗涤 2 min,使表皮脂类充分溶解;(2) 漂洗强化:采用 200  $\mu\text{L}$  新鲜正己烷进行 2 次补充漂洗;(3) 溶剂合并:收集 3 次提取液于洁净色谱瓶,氮吹浓缩至干;(4) 硅胶柱净化:浓缩物以 300  $\mu\text{L}$  正己烷复溶后,经 70~230 目高温活化硅胶柱(Sigma, USA) 过滤纯化,续以 2 mL 正己烷洗脱;(5) 终处理:洗脱液氮吹干燥后,用 50  $\mu\text{L}$  正己烷定容待测。

仪器分析条件:使用气相色谱-质谱联用系统进行分析,质谱数据经 ChromaTOF V4.3x 软件处理,具体流程包括:基线校正(信噪比阈值 64%)、自动峰提取、质谱解卷积、特征峰积分及 NIST 谱库匹配鉴定。数据预处理阶段实施保留时间校正与峰对齐,确保跨样本数据可比性。

1.4.2 GC-MS 检测 选择不同地理区域的 MED 型烟粉虱为研究对象,采用 TRACE 1310 气相色谱-质谱联用系统(GC-MS, Thermo Fisher Scientific)配

备 ISQ 单四极杆质谱仪,对烟粉虱表皮的 CHC 包括正构烷烃成分进行系统分析。试验采用不分流进样模式,以正己烷为溶剂,分别进样 1  $\mu\text{L}$  正构烷烃 C7-40 标准品(Sigma-Aldrich)及待测样品。色谱分离选用 HP-5MS 毛细管柱(30 m $\times$ 0.25 mm $\times$ 0.25  $\mu\text{m}$ , 5% 苯基甲基聚硅氧烷固定相),氮气载气流速设为  $1.0 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$ 。

温度控制程序经系统优化:进样口、离子源及传输线温度均设定为  $280 \text{ }^\circ\text{C}$ ;色谱柱采用梯度升温程序,初始温度  $60 \text{ }^\circ\text{C}$  保持 1 min,以  $10 \text{ }^\circ\text{C} \cdot \text{min}^{-1}$  升至  $320 \text{ }^\circ\text{C}$  并维持 5 min。质谱检测采用电子轰击电离(EI)模式,电离能量 70 eV,质量扫描范围 45~650  $\text{m} \cdot \text{z}^{-1}$ 。为确保分析可靠性,通过以下三重验证进行化合物鉴定:C7-40 正构烷烃标准品的保留时间比对;NIST 17 质谱数据库检索(匹配度 $>85\%$ );与已发表昆虫表皮烃质谱特征数据交叉验证。

#### 1.5 数据处理

使用 SPSS 对干旱胁迫的相关实验数据进行单因素方差分析(显著性水平设定为  $\alpha = 0.05$ ),利用 GraphPad Prism 绘图,采用多维统计分析方法对烟粉虱 CHC 数据进行处理。其中,主成分分析(principal component analysis, PCA)作为无监督学习方法用于探索性数据分析,而偏最小二乘判别分析(partial least squares-discriminant analysis, PLS-DA)则作为监督学习方法进行模式识别。通过变量重要性投影(variable importance in projection, VIP)指标评估各处理间表皮碳氢化合物组成差异的特征贡献度。PLS-DA 模型的有效性通过模型解释度( $R^2 = 0.52$ )和交叉验证预测能力( $Q^2$ )进行验证,其中  $R^2$  表示模型对数据变异的解释能力, $Q^2$  反映模型的预测稳健性。所有分析均通过在线代谢组学分析平台 MetaboAnalyst 4.0 完成。通过皮尔逊相关分析法解析干旱胁迫程度与各 CHC 组分的关联性,并构建相关性热图进行可视化呈现。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同地区烟粉虱隐种鉴定

对 12 个地区烟粉虱种群进行分子鉴定(每个地区随机采集 20 个个体,共获得 240 个样本),基于 NCBI 数据库的 BLAST 同源性比对结果显示:三亚和杭州种群同时存在 MEAM1 和 ZHJ-1 2 种隐种,其他 10 个地区(占采样区域的 83.3%)均仅检测到 MED 隐种(表 1)。这种高度不对称的分布格

局显示, MED 隐种不仅广泛分布于我国大部分调查区域, 更在绝大多数采样点 (10/12) 实现了单一隐种的绝对优势定殖。该分布特征表明, MED 隐

种可能已在中国建立显著竞争优势, 其入侵扩散过程或导致本土隐种生态位的替代, 最终形成当前以 MED 隐种为主导的田间种群格局。

表 1 中国部分地区烟粉虱的采集

Table 1 Collection of *B. tabaci* from different geographical regions of China

编号 Number	采集区 Population (ID)	经纬度 Coordinate	气候特征 Climatic characteristics	采集日期 Collecting time	月平均湿度 Annual average humidity/%	隐种鉴定 Cryptic species identified
1	湖北省武汉市黄陂区 Huangpi District, Wuhan City, Hubei Province	114°46'E 30°71'N	亚热带季风气候 Subtropical monsoon climate	2024-05-20	67	MED (20)
2	浙江省杭州市余杭区 Yuhang District, Hangzhou City, Zhejiang Province	120°08'E 30°18'N	北亚热带南缘季风气候区 Northern subtropical southern margin monsoon climate zone	2024-05-30	78	MED (15)、 ZHJ-1 (5)
3	海南省澄迈县 Chengmai County, Hainan Province	110°21'E 19°76'N	热带季风气候 Tropical monsoon climate	2024-06-05	88	MED (20)
4	四川省成都市郫都区 Pidu District, Chengdu City, Sichuan Province	103°84'E 30°81'N	亚热带湿润气候 Humid subtropical climate	2024-06-20	85	MED (20)
5	海南省三亚市天涯区 Tianya District, Sanya City, Hainan Province	109°32'E 18°34'N	热带海洋性气候 Tropical marine climate	2024-06-10	86	MED (14)、 MEAM1 (6)
6	甘肃省敦煌市 Dunhuang City, Gansu Province	94°68'E 40°12'N	温带大陆性干旱气候 Temperate continental Arid climate	2024-07-04	30	MED (20)
7	新疆吐鲁番高昌区 Gaochang District, Turpan City, Xinjiang Uygur Autonomous Region	89°18'E 42°93'N	暖温带大陆性干旱荒漠气候 Warm temperate continental arid desert climate	2024-07-10	25	MED (20)
8	新疆乌鲁木齐市新市区 Xinshi District, Urumqi City, Xinjiang Uygur Autonomous Region	87°46'E 43°95'N	中温带大陆性气候 Mid-temperate continental climate	2024-07-15	45	MED (20)
9	内蒙古呼和浩特市赛罕区 Saihan District, Hohhot City, Inner Mongolia Autonomous Region	111°77'E 40°64'N	温带大陆性气候 Temperate continental climate	2024-07-20	55	MED (20)
10	河南省新乡市红旗区 Hongqi District, Xinxiang City, Henan Province	113°97'E 35°26'N	暖温带半湿润气候 Warm temperate semi-humid climate	2024-05-13	65	MED (20)
11	陕西省西安市临潼区 Lintong District, Xi'an City, Shaanxi Province	109°22'E 34°46'N	暖温带半湿润大陆性气候 Warm temperate semi-humid continental climate	2024-06-25	58	MED (20)
12	辽宁省沈阳市新民市 Xinmin City, Shenyang City, Liaoning Province	122°82'E 42°02'N	温带季风气候 Temperate monsoon climate	2024-08-01	49	MED (20)

## 2.2 干旱胁迫对烟粉虱不同隐种生长发育的影响

本研究测定了烟粉虱 3 个隐种 (MED、MEAM1、ZHJ-1) 在 20%、50% 和 70% 相对湿度条件下的生物学指标, 试验结果表明, 各隐种的发育参数与生殖能力均表现出显著的湿度依赖性 (图 1)。在低湿度 (20% RH) 条件下, MED 隐种展现出显著的环境适应性优势: 其卵孵化率 (70.3% ± 2.1%)、化蛹率 (69.8% ± 1.9%)、羽化率 (68.7% ± 2.3%) 和单雌产卵量 [(412 ± 18) 粒] 均显著高于 MEAM1 和 ZHJ-1 隐

种 ( $P < 0.05$ ), 同时其成虫死亡率 (59.5% ± 2.4%) 为三者中最低。在 50% 和 70% 的相对湿度下, 各隐种的发育指标均有所改善, 其中 MED 隐种的卵孵化率 (79.6% ± 1.7%)、化蛹率 (79.2% ± 1.5%)、羽化率 (81.3% ± 2.0%) 和单雌产卵量 [(455 ± 21) 粒] 仍显著高于其他 2 个隐种 ( $P < 0.05$ )。在 70% RH 高湿环境下, 各隐种的生物学参数趋于稳定, MED 隐种的卵孵化率 (83.1% ± 1.3%)、羽化率 (88.7% ± 1.5%) 和单雌产卵量 [(463 ± 19) 粒] 依然维持最高水平。

综合发育参数与生存力指标分析发现,在干旱胁迫(20%RH)条件下,MED隐种通过维持较高的胚胎发育成功率(卵孵化率提升14.0%~28.6%)、发育阶段存活率(化蛹率提升7.7%~14.3%)以及生殖输出(产卵量增加17.6%~37.9%),同时降低成虫死亡率(降幅4.6%~14.3%),展现出显著优于其他隐种的干旱适应能力。这种多维度生理优势表明,MED隐种已进化出完善的保水机制和能量分配策略,这可能是其能够在干旱生境中形成竞争优势的重要生物学基础。

如图2所示,在20%RH的环境条件下,MED隐种表现出显著优于ZHJ-1和MEAM1隐种的生物学

特性。系统分析 $F_1$ 代发育指标及成虫繁殖参数,发现MED在干旱条件下的生态适应性最强,具体表现为:卵期孵化率较ZHJ-1和MEAM1显著提高( $P < 0.05$ );若虫至成虫的发育成功率为 $69.8\% \pm 2.8\%$ ,分别高于对照品系12.7%和15.3%;成虫羽化率维持在 $58.5\% \pm 3.2\%$ 水平,与化蛹率呈显著正相关。单雌产卵量较ZHJ-1和MEAM1提升39.4%和53.0%;全发育阶段累计死亡率为 $40.2\% \pm 3.5\%$ ,显著低于对照隐种的ZHJ-1和MEAM1( $P < 0.05$ )。综合分析表明,MED品系在关键发育阶段(卵孵化、若虫化蛹、成虫羽化)的成功率、繁殖力及存活率等综合指标上均显著优于对照品系( $P < 0.05$ )。

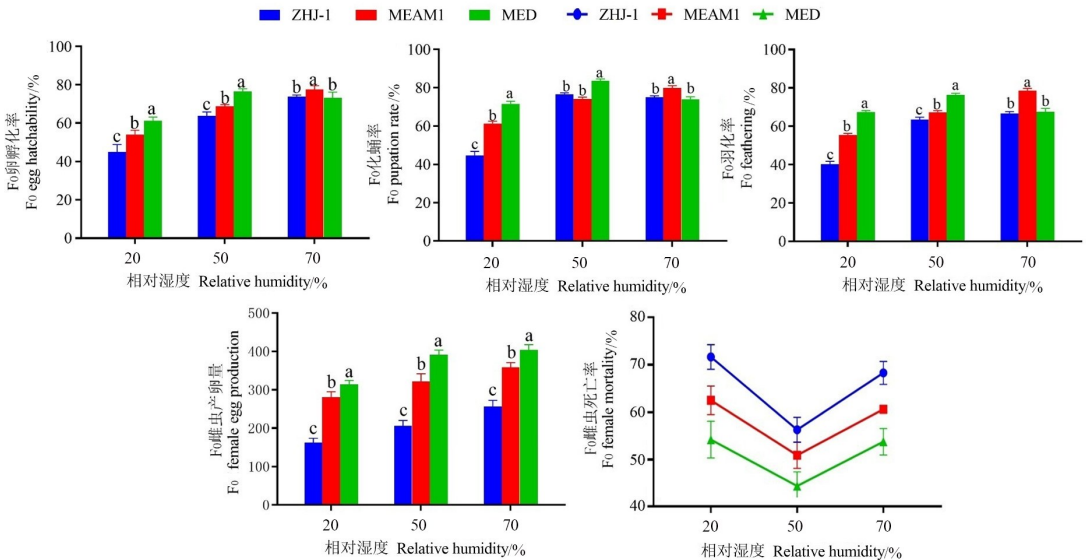


图1 烟粉虱不同隐种(MEAM1型、MED型和ZHJ-1型) $F_0$ 代在不同湿度环境下生长发育特征

Fig.1 The developmental traits of the  $F_0$  generation of different *B. tabaci* cryptic species (MEAM1, MED, and ZHJ-1) under varying humidity conditions

### 2.3 烟粉虱表皮碳氢化合物(CHCs)的组成和比较分析

本研究基于气相色谱-质谱联用技术(GC-MS)对烟粉虱CHCs进行组分表征,共检测并鉴定出33种具有明确碳链结构特征的CHC组分。本研究以气候极端干旱的吐鲁番地区与其他地区进行比较,开展烟粉虱MED隐种CHCs差异分析。基于变量重要性投影值(variable importance in projection, VIP) > 1且显著性水平( $p$ ) < 0.05的双重标准,筛选不同地理种群间的差异代谢物,共获得18个有显著性差异的CHCs,其中包括10种直链正构烷烃(n-alkanes)和8种甲基支链烷烃(methyl-branched alkanes)(表2、图3)。正构烷烃约占CHCs总量的55%,甲基支链烷烃约占45%,表明烟粉虱表皮碳

氢化合物中以正构烷烃为主。通过跨地理种群比较发现,干旱与湿润生境烟粉虱种群间存在CHC组成保守性特征:不同地理种群间CHC组分类型保持高度一致,但在具体化合物的相对含量上呈显著差异( $P < 0.05$ )。定量分析结果表明,生境差异主要影响各类CHC组分的比例分配,而非改变其基本组成框架。

比较分析上述获得的18种CHCs主要成分,2-甲基十七烷(2-Me-C17)为唯一一种在吐鲁番地区烟粉虱MED隐种CHCs中相对含量显著高于其他地区的物质。进一步对2-Me-C17在不同地区烟粉虱MED隐种CHCs中的含量进行分析,结果显示,2-Me-C17的相对含量与相对湿度形成明显的负相关,即相对湿度越低的地区,其烟粉虱MED隐种

CHCs 中的 2-Me- C17 相对含量越高(图 4)。这一差异化表达模式提示 2-Me-C17 可能在烟粉虱表皮水分保持和干燥适应性中发挥独特的功能。

### 3 讨论与结论

本研究基于(mtDNA COI)基因序列分析技术,对中国部分地区烟粉虱复合种的生物型(隐种)组成进行了系统鉴定。结果表明,MED 隐种已成为当前中国烟粉虱种群中的绝对优势类群,占据全国大

部分地区的生态位,仅在海南省三亚市和浙江省杭州市的样本中检测到其他隐种与 MED 隐种共存。这一调查结果印证了褚栋和张友军(2018)研究的结论,即中国烟粉虱的优势生物型已发生显著更替,由历史上的 B 型主导转变为 Q 型主导。本研究进一步证实,近年来 MED 隐种即 Q 型的优势地位持续稳固,未发生显著逆转。

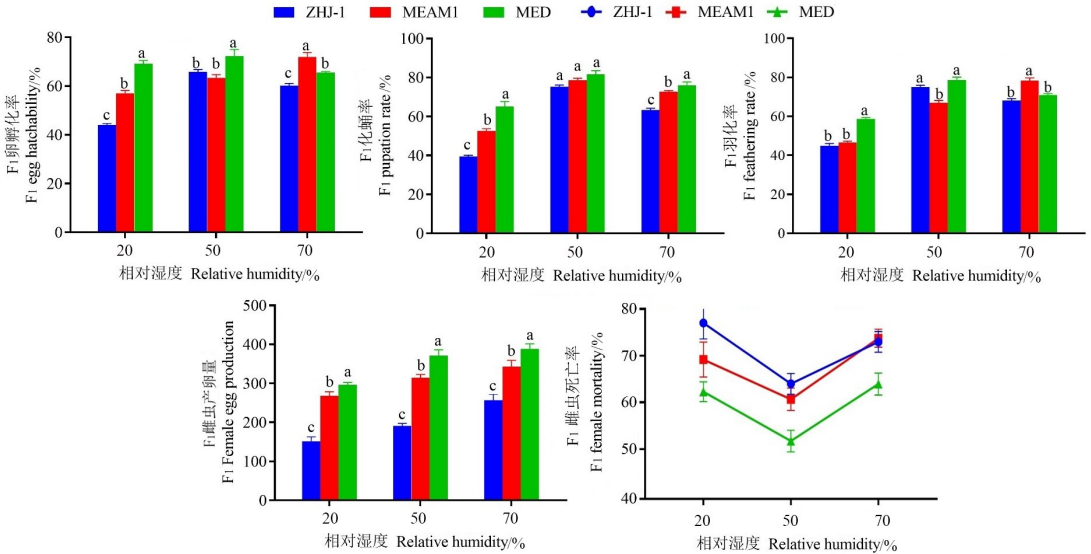


图 2 烟粉虱不同隐种 (MEAM1 型、MED 型和 ZHJ-1 型) F<sub>1</sub>代在不同湿度环境下生长发育特征

Fig.2 The developmental traits of the F<sub>1</sub> generation of different *B. tabaci* cryptic species (MEAM1, MED, and ZHJ-1) under varying humidity conditions

表 2 基于烟粉虱 CHCs 生物标志物差异显著性检验结果

Table 2 Divergence in cuticular hydrocarbon biomarkers of *B. tabaci*

序号 Number	物质名称 Name of substance	分子式 Molecular formula	方差分析 p 值 ANOVA p-value	Q 值 Q-value
1	n-C17	C17H36	2.247 23E-11	7.415 86E-10
2	n-C22	C22H46	1.521 7E-05	3.862 79E-05
3	n-C25	C25H52	0.000 156 8	0.000 304 377
4	n-C18	C18H38	3.991 91E-07	2.634 66E-06
5	n-C26	C26H54	1.151 52E-07	9.500 01E-07
6	n-C31	C31H64	6.821 14E-09	7.503 26E-08
7	n-C30	C30H62	1.259 02E-09	2.077 38E-08
8	n-C29	C29H60	0.000 148 113	0.000 304 377
9	n-C27	C27H56	6.581 57E-06	1.809 93E-05
10	n-C24	C24H50	0.023 676 531	0.032 555 23
11	3-MeC14	C15H32	0.004 132 66	0.006 151 821
12	8-HeptC15	C22H46	0.000 977 718	0.001 613 234
13	2,6,10,14-TetraMeC15	C19H40	0.000 155 059	0.000 304 377
14	3-Et-3-MeC17	C19H40	5.326 69E-07	2.929 68E-06
15	4-MeC18	C19H40	7.134 47E-07	3.363 39E-06
16	5-MeC14	C15H32	1.208 9E-06	4.986 7E-06
17	2-MeC17	C18H38	0.001 161199	0.001 824 742
18	3,8-DiMeC11	C13H28	6.253 95E-06	1.809 93E-05

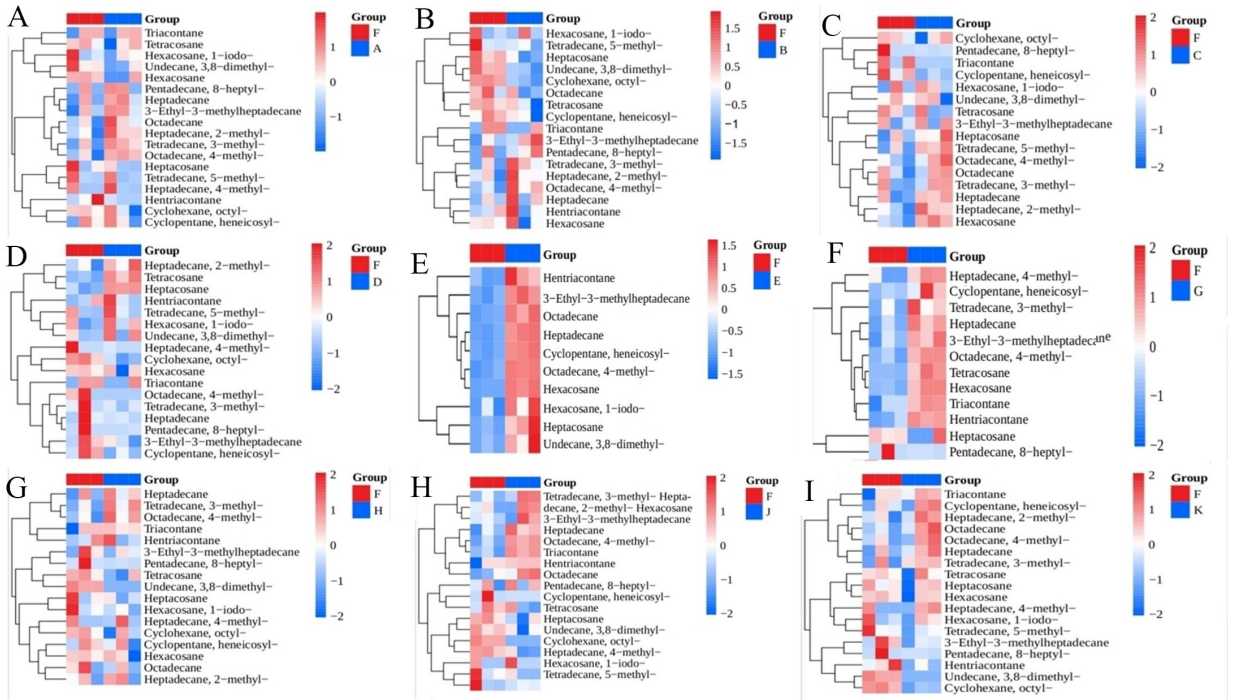


图 3 不同地区烟粉虱 CHCs 中主要物质的比较分析

Fig.3 Comparison of main metabolites of *B. tabaci* CHCs from different regions

A: 吐鲁番 vs. 成都; B: 吐鲁番 vs. 海口; C: 吐鲁番 vs. 武汉; D: 吐鲁番 vs. 呼和浩特; E: 吐鲁番 vs. 乌鲁木齐; F: 吐鲁番 vs. 敦煌; G: 吐鲁番 vs. 杭州; H: 吐鲁番 vs. 西安; I: 吐鲁番 vs. 新乡。图中横坐标代表不同试验分组, 纵坐标代表该组对比的差异代谢物, 不同位置的色块代表对应位置代谢物的相对表达量, 红色表示该物质在所在组含量高表达, 蓝色表示该物质在所在组含量低表达。

A: Turpan vs. Chengdu; B: Turpan vs. Haikou; C: Turpan vs. Wuhan; D: Turpan vs. Hohhot; E: Turpan vs. Urumqi; F: Turpan vs. Dunhuang; G: Turpan vs. Hangzhou; H: Turpan vs. Xi'an; I: Turpan vs. Xinxiang. In the figure, the X-axis represents different experimental groups, and the Y-axis represents differential metabolites compared across groups. The color blocks at different positions indicate the relative expression levels of corresponding metabolites. Red denotes that the substance is up-regulated (significantly higher) in its respective group, while blue indicates the substance is down-regulated (significantly lower) in its group.

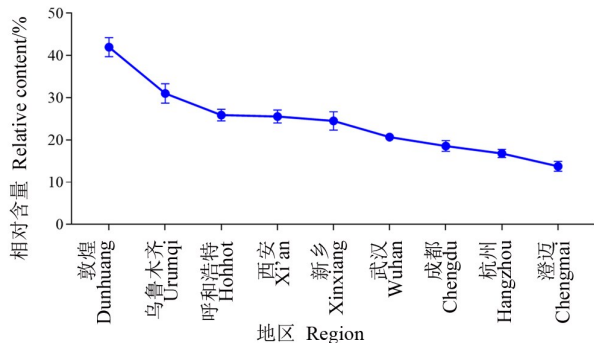


图 4 不同地区烟粉虱 MED 隐种 CHCs 中 2-Me-C17 的相对含量

Fig.4 The relative level of 2-Me-C17 in CHCs of *B. tabaci* MED from different regions

课题组在吉林省长春市、公主岭市及青海省西宁市等特定区域, 观测到温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) 与烟粉虱呈明显的竞争性混合发生态势, 造成的危害程度显著高于其他采样区域。这种具有区域特异性的分布格局, 其形成机

制可能是多因子协同作用的结果, 包括但不限于气候因子(如温度、湿度、降水模式的差异)、本地生境特征(如作物类型、植被结构)以及农业管理措施等人为干预因素的综合影响。同时, 亦不能完全排除由于本次调查采样范围相对局限所导致的观测偏差。为更深入地解析烟粉虱种群动态演替规律及其与温室白粉虱等近缘种的竞争互作机制, 建议后续研究应着力于拓展地理采样尺度以覆盖更广泛的生态区域, 并紧密结合关键生态因子的量化分析(如温度梯度、湿度阈值、寄主植物丰度等), 开展更为系统、全面的综合研究。

在全球气候变暖趋势持续加剧的背景下, 烟粉虱作为典型的入侵性害虫, 其应对极端环境胁迫的生理生态适应机制日益受到学界关注。Lü *et al.* (2014) 通过跨气候区种群比较研究发现, 经历热休克胁迫(45 °C, 2 h)后, 源自极端干旱区的烟粉虱种群表现出显著的生存优势——成虫平均寿命延长

18.3%,子代存活率提升 22.6% ( $P<0.05$ )。但其生殖力参数(单雌产卵量)和子代性别比例在干旱区与温带区种群间未呈现统计学差异( $P>0.1$ )。这一现象表明,烟粉虱的耐热性表型与生存适应性状可能与环境选择压存在特异性关联,其进化适应策略具有气候地理依赖性。Xue *et al.* (2022) 的研究显示,入侵型隐种(如 MED、MEAM1) 相较本地隐种(如 ZHJ-1) 具有显著的生态位扩张特征:其潜在适生区面积扩大率达 32.7%,且生态位可塑性指数提升 40.2%。这种扩张效应与年均温(Bio1)、降水变异系数(Bio15)等关键环境因子的响应函数存在显著的种间分化(K-S test,  $P<0.01$ ),揭示出不同隐种对环境梯度变化的差异化适应策略。

为深入解析干旱胁迫下的生理适应机制,本研究聚焦 3 个关键隐种(MED、MEAM1 和 ZHJ-1) 的发育可塑性。在控制湿度梯度试验中观察到,MED 隐种的卵孵化率显著高于 MEAM1 和 ZHJ-1;化蛹率在 MED 中较 MEAM1 和 ZHJ-1 具有显著优势;MED 羽化率亦显著超越 MEAM1 与 ZHJ-1。MED 隐种在卵期和若虫期均表现出对低湿度环境的高度适应性,且 MEAM1 隐种在各项发育指标上亦显著优于 ZHJ-1。由此确立 3 个隐种的干旱耐受性等级为 MED>MEAM1>ZHJ-1。单因素方差分析证实:环境湿度对卵孵化率( $F_{\text{卵孵化率}}=46.28, P<0.0001$ )、化蛹率( $F_{\text{化蛹率}}=38.17, P<0.0001$ )及羽化率( $F_{\text{羽化率}}=41.05, P<0.0001$ )均产生极显著影响,且隐种间差异具有高度统计学意义。这一结果从定量层面揭示了 MED 隐种在干旱生境中的竞争上位性。基于发育参数综合评估的生物学适合度分析显示:在干旱胁迫下,MED 隐种的种群存活率较 MEAM1 和 ZHJ-1 分别提高 31.2% 和 37.8%,平均适合度增益达 34.5%,证明其具有更强的生态可塑性和环境适应潜能。

昆虫对环境干旱胁迫的适应性响应,其核心生理机制在于调控体内水分流失的过程。昆虫体内的水分散失主要经由 3 个生理途径:呼吸作用的气体交换、排泄系统的代谢废物排出以及通过体表的水分蒸发。其中,表皮失水被认为是水分损失的主导因素,对昆虫的整体抗旱能力具有决定性影响(Chen *et al.*, 2016)。作为昆虫机体与外界环境之间至关重要的物理和化学屏障,昆虫角质层(cuticle)构成了抵御水分过度散失的第一道防线。在这

一保护体系中,由蜡质层(wax layer)构成的防水结构发挥着核心作用。角质层碳氢化合物作为蜡质层的主要化学成分,其显著的保水功能自 20 世纪 40 年代被揭示以来,一直是昆虫生理学与抗旱机制研究的重点方向。从化学组成角度分析,CHCs 并非单一物质,而是一个复杂的混合物体系,主要由烯烃(alkenes)、直链烷烃(n-alkanes)和甲基支链烷烃(methyl-branched alkanes)三类化合物组成。其碳链长度通常分布在 C21~C40。昆虫体表 CHCs 的组成特征(如各类化合物的比例、链长分布、支链位置等)受到遗传背景(如基因调控)和多种环境因子(如温度、湿度)的共同精细调控。

大量研究证实,CHCs 在多种昆虫类群中表现出显著的、关键的保水功能,是其抗旱性的重要物质基础(Dulbecco *et al.*, 2020)。Qiao *et al.* (2024) 在豌豆蚜中的研究发现,ABC 转运蛋白基因 ABCG4 (ApABCG4) 通过调控 CHCs 从合成部位向角质层的转运与表皮积累过程,显著影响了该物种的抗旱能力。该研究进一步揭示,CHCs 的碳链长度(chain length)与其保水效能之间存在正相关关系,即较长链的 CHCs 通常能提供更优异的防水屏障,此外,在 CHCs 的复杂组成中,甲基支链烷烃展现出独特的生物学意义。这类化合物不仅与其他 CHCs 组分一样,在维持表皮防水性、抵抗干燥胁迫中扮演重要角色,同时还兼具信息素通讯等社会性或种间识别相关的信息传递功能(Chung *et al.*, 2014)。这种“一物双效”的特性凸显了甲基支链烷烃在昆虫生存与适应中的多功能性。

本研究分析了来自不同地理种群的烟粉虱表皮碳氢化合物的组成特征及其含量差异,共鉴定出 18 种 CHCs 组分,主要归属于直链及支链烷烃(alkanes)等主要化学类别,反映了烟粉虱在该谱系中的特定化学特征。这一组分构成特征与 Bloomquist *et al.* (1987) 关于粉虱科 Aleyrodidae 昆虫 CHCs 组成的研究结论一致,印证了该科昆虫在表皮化合物构成上存在一定的保守性。本研究鉴定的烟粉虱 CHCs 组分中,2-甲基十七烷(2-MeC17) 被观察到呈现最高的相对丰度,表明其是烟粉虱表皮化学特征中的一个关键组分。然而,该特征性组分(2-MeC17) 在不同地理种群间的含量存在显著差异,说明地理环境因素(如气候条件、寄主植物差异等)可能对烟粉虱的表皮化合物代谢通路产生了显著

调控作用,进而塑造了种群特异性的 CHCs 图谱。

本研究发现了聚焦于烟粉虱种群对抗干燥胁迫能力的差异与 CHCs 组成的关系。10 个具有不同抗干燥性的烟粉虱地理种群间的表皮碳氢化合物总量及特定组分含量均被检测到存在显著差异。其中,2-甲基十七烷(2-MeC17)的表现尤为突出:其在强抗干燥性地理种群中的含量均显著高于弱抗干燥性种群,说明 2-MeC17 很可能在烟粉虱应对干燥环境胁迫的生理适应机制中扮演重要角色,可作为区分烟粉虱抗干燥表型的一个潜在特征性生物标记物。这一发现与在其他昆虫物种中观察到的现象具有相似性。如,麦长管蚜 *Sitobion avenae* (Fabricius) 中的 2-甲基二十六烷(2-MeC26)、银蚁 *Formica argentea* Wheeler 中的究 C29 支链烷烃的特定异构体(如 7-甲基二十九烷(7-MeC29)和 3-甲基二十九烷(3-MeC29))(Krasnec *et al.*, 2013; Sakata *et al.*, 2017)。这些跨物种的研究结果共同支持了特定甲基支链烷烃在昆虫环境适应性(尤其是干旱胁迫适应)中具有普遍性功能的重要观点。

本研究首先通过鉴定不同地理区域烟粉虱隐种的分布情况,发现 MED 隐种在全国的分布区域广泛,同时在杭州和三亚发现了 MEAM1 和 ZHJ-1 隐种的分布。为进一步解释我国烟粉虱隐种的分布情况,本研究设计不同湿度梯度对 3 种隐种生长发育的影响,发现环境湿度对烟粉虱 3 种隐种生长发育有显著影响,尤其是中低湿度区域 MED 隐种具有显著的环境适应优势。这一结果与隐种表层碳氢化合物的组成和含量相关,因此,本文针对 MED 体表碳氢化合物种类与含量进行研究,发现 MED 隐种表皮 2-Me-C17 含量与环境湿度成显著负相关,进一步说明 MED 隐种可以通过调控表皮 2-Me-C17 含量使其能够适应不同环境湿度,增加其对环境的适应能力。

### 参考文献

常晓丽,武向文,袁永达,张天澍,顾浩天,王冬生,王培,王然,2024. 番茄两种虫媒传播的重要病毒病研究进展. 上海农业学报, 40(3): 122-127.

褚栋,张友军,2018. 近 10 年我国烟粉虱发生为害及防治研究进展. 植物保护, 44(5): 51-55.

高正良,2012. 烟粉虱的为害与防治. 农业灾害研究, 2(4): 92-94.

BASIT M, SAYYED A H, SAEED S, SALEEM M A, 2012. Lack of fitness costs associated with acetamiprid resistance in *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Journal of Economic Entomology*, 105(4): 1401-1406.

BLOOMQUIST G J, NELSON D R, DE RENOBALLES M, 1987. Chemistry, biochemistry, and physiology of insect cuticular lipids. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 6: 227-265.

BOTELLA-CRUZ M, VILLASTRIGO A, PALLARÉS S, LÓPEZ-GALLEGO E, MILLÁN A, VELASCO J, 2017. Cuticle hydrocarbons in saline aquatic beetles. *Peer J*, 5: e3562.

BUCKNER J S, HAGEN M M, NELSON D R, 1999. The composition of the cuticular lipids from nymphs and exuviae of the silverleaf whitefly, *Bemisia argentifolii*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 124: 201-207.

CHEN N, FAN Y L, BAI Y, LI X D, ZHANG Z F, LIU T X, 2016. Cytochrome P450 gene, CYP4G51, modulates hydrocarbon production in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 76: 84-94.

CHUNG H, LOEHLIN D W, DUFOUR H D, VACCARRO K, MILLAR J G, CARROLL S B, 2014. A single gene affects both ecological divergence and mate choice in *Drosophila*. *Science*, 343: 1148-1151.

CUNNINGHAM C B, JI L, WIBERG R A W, SHELTON J, MCKINNEY E C, PARKER D J, MEAGHER R B, BENOWITZ K M, ROY-ZOKAN E M, RITCHIE M G, BROWN S J, SCHMITZ R J, MOORE A J, 2015. The Genome and methylome of a beetle with complex social behavior, *Nicrophorus vespilloides* (Coleoptera: Silphidae). *Genome Biology and Evolution*, 7(12): 3383-3396.

DULBECCO A B, MORICONI D E, LYNN S, MCCARTHY A, JUÁREZ M P, GIROTTI J R, CALDERÓN-FERNÁNDEZ G M, 2020. Deciphering the role of *Rhodnius prolixus* CYP4G genes in straight and methyl-branched hydrocarbon formation and in desiccation tolerance. *Insect molecular biology*, 29(5): 431-443.

GAUTAM S, MUGERWA H, BUCK J W, DUTTA B, COOLONG T, ADKINS S, SRINIVASAN R, 2022. Differential transmission of old and new world begomoviruses by Middle East-Asia Minor 1 (MEAM1) and Mediterranean (MED) cryptic species of *Bemisia tabaci*. *Viruses*, 14: 1104.

GUO X J, RAO Q, ZHANG F, LUO C, ZHANG H Y, GAO X W, 2012. Diversity and genetic differentiation of the whitefly *Bemisia tabaci* species complex in China based on mtCOI and cDNA-AFLP analysis. *Journal of Integrative Agriculture*, 11

- (2): 206–214.
- KRASNEC M O, BREED M D, 2013. Colony-specific cuticular hydrocarbon profile in formica argentea ants. *Journal of Chemical Ecology*, 39(1): 59–66.
- LÜ Z C, GAO Q L, WAN F H, YU H, GUO J Y, 2014. Increased survival and prolonged longevity mainly contribute to the temperature-adaptive evolutionary strategy in invasive *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) Middle East Asia Minor 1. *Journal of Insect Science (Online)*, 14: 143.
- MENZEL F, ZUMBUSCH M, FELDMEYER B, 2017. How ants acclimate: impact of climatic conditions on the cuticular hydrocarbon profile. *Functional Ecology*, 32(3): 657–666.
- NELSON D R, FEYEREISEN R, BUCKNER J S, 1994. Composition of external lipids in adult *Bemisia tabaci* and *Trialearodes vaporariorum*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 109: 293–303.
- OLIVEIRA M R V, HENNEBERRY T J, ANDERSON P, 2001. History, current status, and collaborative research projects for *Bemisia tabaci*. *Crop Protection*, 20: 709–723.
- PAKTIYANATHAN B C, LEBEDEV G, MAHADAV A, GOTTLIEB Y, BRUCK D A, ZELIGER Y, NACHUM-BIALA Y, SELA N, MOAZ H, SHALIT T, CZOSNEK H, 2015. Replication of tomato yellow leaf curl virus in its whitefly vector, *Bemisia tabaci*. *Journal of Virology*, 89(19): 9791–9803.
- PAPALEXIOU S M, RAJULAPATI C R, ANDREADIS K M, FOUFOULA-GEORGIOU E, CLARK M P, TRENBERTH K E, 2021. Probabilistic evaluation of drought in CMIP6 simulations. *Earth's Future*, 9(10): e2021EF002150.
- PEI X J, SCHAL C, FAN Y L, 2024 Genetic underpinnings of cuticular hydrocarbon biosynthesis in the German cockroach, *Blattella germanica* (L.): progress and perspectives. *Journal of Chemical Ecology*, 50(12): 955–968.
- QIAO J W, WU B J, WANG W Q, YUAN C X, SU S, ZHANG Z F, FAN Y L, LIU T X, 2024. The ATP-binding cassette transporter subfamily G member 4 mediates cuticular hydrocarbon transport to regulate drought tolerance in *Acyrtosiphon pisum*. *International Journal of Biological Macromolecules*, 278: 134605.
- QIU Y, TITTIGER C, WICKER-THOMAS C, LE GOFF G, YOUNG S, WAJNBERG E, FRICAUX T, TAQUET N, BLOMQUIST G J, FEYEREISEN R, 2012. An insect-specific P450 oxidative decarbonylase for cuticular hydrocarbon biosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109: 14858–14863.
- SAKATA I, HAYASHI M, NAKAMUTA K, 2017. *Tetramorium tsushimae* ants use methyl branched hydrocarbons of aliphatics for partner recognition. *Journal of Chemical Ecology*, 43(10): 966–970.
- SANI I, ISMAIL S I, ABDULLAH S, ABDUL RAZAK S A, 2020. A review of the biology and control of whitefly, *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae), with special reference to biological control using entomopathogenic fungi. *Insects*, 11(9): 619.
- TANG X T, CAI L, SHEN Y, XU L L, DU Y Z, 2019. Competitive displacement between *Bemisia tabaci* MEAM1 and MED and evidence for multiple invasions of MED. *Insects*, 11(1): 35.
- TAY W T, ELFEKIH S, DE BARRO P J, 2017. The trouble with MEAM2: implications of pseudogenes on species delimitation in the globally invasive *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) cryptic species complex. *Genome Biology and Evolution*, 9(10): 2732–2738.
- TAY W T, EVANS G A, BOYKIN L M, DE BARRO P J, 2012. Will the real *Bemisia tabaci* please stand up? *PLoS ONE*, 7(11): e50550.
- WANG Q, LUO C, WANG R, 2023. Insecticide resistance and its management in two invasive cryptic species of *Bemisia tabaci* in China. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(7): 6048.
- WANG Z N, RECEVEUR J P, PU J, CONG H, RICHARDS C, LIANG M, CHUNG H, 2022. Desiccation resistance differences in *Drosophila* species can be largely explained by variations in cuticular hydrocarbons. *eLife*, 11: e80859.
- XUE Y, LIN C, WANG Y, ZHANG Y, JI L, 2022. Ecological niche complexity of invasive and native cryptic species of the *Bemisia tabaci* species complex in China. *Journal of Pest Science*, 95: 1245–1259.
- XUE Y, WANG Y, CHEN J, ZHANG G, LIU W, WAN F, ZHANG Y, 2024. Disparities in genetic diversity drive the population displacement of two invasive cryptic species of the *Bemisia tabaci* complex in China. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(14): 7966.
- YANG Y, LIU D, LIU X, WANG B, SHI X, 2020. Divergence of desiccation-related traits in *Sitobion avenae* from Northwestern China. *Insects*, 11(9): 626.
- ZHENG H Y, QIN P H, YANG K, LIU T X, ZHANG Y J, CHU D, 2022. Genome-wide identification and analysis of the heat-shock protein gene superfamily in *Bemisia tabaci* and expression pattern analysis under heat shock. *Insects*, 13(7): 570.