

异色瓢虫色斑亚型差异性研究进展

肖 达^{1#}, 田仁斌^{1,2#}, 陈 旭³, 吴萌萌^{1,2}, 徐庆宣¹, 张君明¹, 臧连生³, 王 甦^{1*}

(1. 北京市农林科学院植物保护研究所, 北京 100097; 2. 吉林农业大学植物保护学院, 长春 130118; 3. 贵州大学绿色农药与农业生物工程教育部重点实验室, 贵阳 550025)

摘要: 异色瓢虫 *Harmonia axyridis* (Pallas) 是农业和林业上一种重要的捕食性天敌昆虫, 对蚜虫、叶螨、蚧壳虫等农林害虫具有很强的捕食能力。除了作为捕食性天敌昆虫受到广泛的关注外, 其鞘翅色斑多样性也是昆虫遗传学和生理学的研究热点。异色瓢虫鞘翅主要由黑色或黄色作为底色, 镶嵌以黄色或黑色点状色斑, 根据鞘翅底色可以将其简单分为黑底型和黄底型。本文综述分析了异色瓢虫不同色斑亚型个体之间差异性的研究成果, 从地理分布、生物学特性、环境适应度、捕食能力、选型交配、耐受性等方面进行了阐述。为异色瓢虫规模化繁育、人工释放技术提供了较为全面的参考因素。另外, 从遗传机制和生理通路方面, 综述了异色瓢虫种内色斑多样性形成的内在原因。经典的“镶嵌显性遗传”理论和新近发现的转录因子 *Pannier* 调控机制是异色瓢虫产生色斑多样性的重要遗传机制。以多巴胺为核心的黑色素合成途径是异色瓢虫体壁黑化的主要生理通路。此外, 从异色瓢虫人工繁育、释放应用以及作为研究种内表型多样性的模式昆虫等方面, 展望了未来的研究方向。

关 键 词: 异色瓢虫; 颜色模式; 差异性

中图分类号: S476.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-9261 (2022) 04-1009-11

Research Progress on the Diversity of Color Pattern Subtypes in *Harmonia axyridis*

XIAO Da^{1#}, TIAN Renbin^{1,2#}, CHEN Xu³, WU Mengmeng^{1,2}, XU Qingxuan¹,
ZHANG Junming¹, ZANG Liansheng³, WANG Su^{1*}

(1. Institute of Plant Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China; 2. College of Plant Protection, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China; 3. Key Laboratory of Green Pesticide and Agricultural Bioengineering of Ministry of Education, Guiyang 550025, China)

Abstract: *Harmonia axyridis* (Pallas) is an important predatory natural enemy in agriculture and forestry that has a strong predatory ability to aphids, spider mite, scale insect, among the others. Besides, *H. axyridis* has emerged as a research hotspot in insect genetics and physiology study for the diversity of the elytra color patterns. The elytra of *H. axyridis* is basically black or yellow as the basic color, inlaid with yellow or black spots. According to the basic color of elytra, the insect is simply divided into black and yellow patterns. In this paper, we summarized and analyzed the differences of subtypes in *H. axyridis* in geographic distribution, biological characteristics, environmental adaptability, prey capacity, assortative mating, tolerance and other aspects, to provide a comprehensive reference for the large-scale breeding and artificial release of *H. axyridis*. In addition, we also summarized the internal causes of diverse color patterns in *H. axyridis* from genetic mechanism and physiological pathway aspects. The classical “mosaic dominant inheritance” theory and the newly discovered regulation mechanism of transcription factor *Pannier* are the important genetic mechanisms of diverse color pattern in *H. axyridis*. The dopamine melanin

收稿日期: 2021-06-18

基金项目: 国家自然科学基金 (31801794); 北京市农林科学院科技创新能力建设专项 (KJCX20200110); 北京市科技计划课题 (Z201100008020014)

作者简介: #共同第一作者, 肖达, 副研究员, E-mail: xiaoda@ipepbaafs.cn; 田仁斌, 硕士研究生, E-mail: tianrb96@163.com; *通信作者, 研究员, E-mail: wangsusu@ipepbaafs.cn。

DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2021.07.017

synthesis pathway is the main physiological pathway for the melanization in *H. axyridis*. Furthermore, the future research directions of *H. axyridis* were outlooked from the aspects of artificial breeding, release applications, and a model insect for the intraspecific phenotypic diversity research.

Key words: *Harmonia axyridis*; color pattern; diversity

异色瓢虫 *Harmonia axyridis* (Pallas), 属于鞘翅目 Coleoptera 瓢虫科 Coccinellidae, 是重要的捕食性瓢虫之一, 对蚜虫、叶螨、蚧壳虫等农林害虫具有很强的捕食能力^[1,2]。除了作为捕食性天敌昆虫受到广泛的关注外, 其鞘翅色斑多样性也是昆虫遗传学和生理学的研究热点。异色瓢虫鞘翅色斑类型非常丰富, 据不完全统计其色斑类型可以多达 200 种^[3]。异色瓢虫鞘翅主要由黑色或黄色作为底色, 镶嵌以黄色或黑色点状色斑, 根据鞘翅底色可以将其简单分为黑底型 (melanic) 和黄底型 (succinic)^[4,5]。1924 年, 进化遗传学家 Theodosius Dobzhansky 对来自亚洲东部的 2000 多个异色瓢虫样本进行研究, 进一步细化并提出了基于鞘翅色斑分化的 4 种亚型: 即黄底型 *succinea* (f. *succinea*, f. *frigida*, f. *19-signata*)、黑底花斑型 *axyridis*、黑底窗型 (f. *spectabilis*, f. *conspicua*) 和黑缘型 (f. *transversifacia*, f. *aulica*) 等^[6,7]。在此基础上 Dobzhansky 推测了异色瓢虫鞘翅色斑多样性是受遗传调控的, 同时环境因素也会影响色斑亚型出现的频率。通过进化、遗传、生理生化等方面的研究, 研究人员发现异色瓢虫复杂的种内多样化具有重要的遗传、生理和进化意义^[4,8]。本文从遗传和生理角度阐述色斑多样性形成的内在原因, 并系统阐述了异色瓢虫不同色斑型个体在地理分布、捕食能力、选型交配以及环境胁迫反应等方面的差异性。

1 种内表型差异性内在机制

昆虫表型多样性的遗传机制研究是生态学和进化生物学中的热点。20 世纪初, 现代实验生物学奠基人 Thomas Hunt Morgan 证明基因在染色体上是线性排列之后, 许多遗传学家开始对异色瓢虫色斑多样性的遗传机制进行解析^[9,10]。

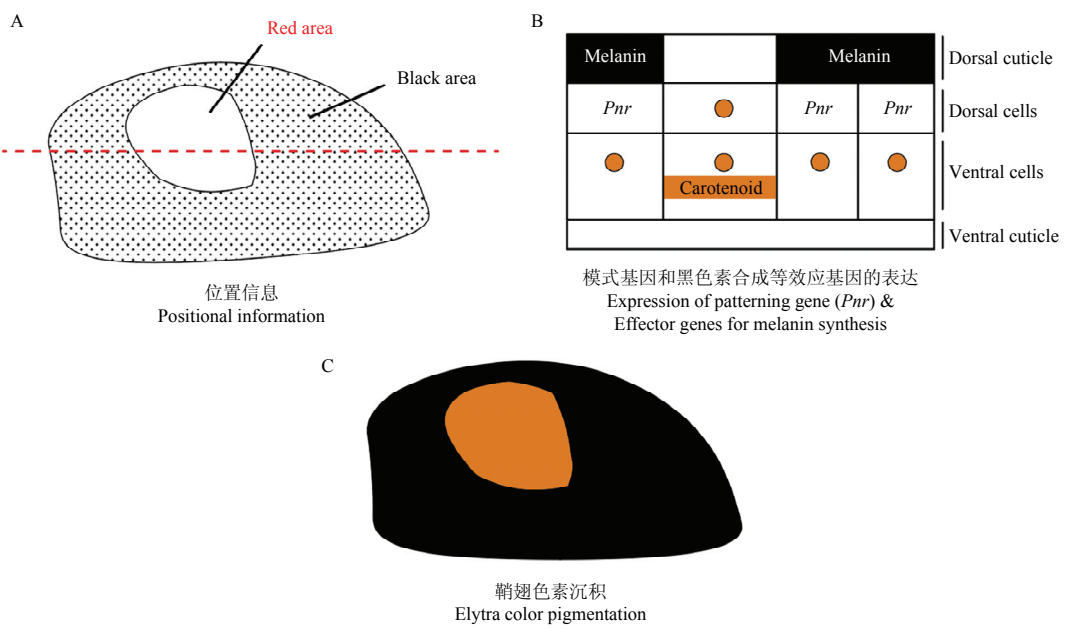
1.1 遗传机制

1899 年, 日本昆虫学家 Nawa^[11]首次对异色瓢虫成虫鞘翅色斑多样性和遗传基础进行讨论。1924 年, 苏联进化遗传学家 Dobzhansk^[6]研究并报道了异色瓢虫鞘翅产生色斑多样性是受基因控制的, 同时环境因素 (气候) 会影响色斑型出现的比例。1925 年, 日本昆虫学家 Komai 从 Morgan 实验室引入遗传学研究方法后, 多位学者便将目光投向了异色瓢虫的遗传学研究。Hosino 在 Komai 实验室通过杂交试验, 发现异色瓢虫 4 种主要色斑亚型 (*succinea*, *axyridis*, *spectabilis*, *conspicua*) 与同一基因位点有关, 而且 4 种色斑亚型和其他次要色斑型对应着不同的等位基因, 并且这些等位基因与单个遗传位点紧密相关, Komai 将此基因位点称为 “h” 位点^[7,12-14]。我国著名遗传学家谈家桢先生指出异色瓢虫不同等位基因的杂合个体鞘翅色斑型表现出一种有趣的 “mosaicism” 现象, 在杂交遗传试验中发现纯合亲本鞘翅只要有黑色, 杂合子代也会在同一位置出现黑色, 也就是黑色相对黄色占显性, 他将这种遗传方式命名为 “镶嵌显性遗传”^[5,15,16]。近年来, 随着基因测序技术的发展, 加速推动了异色瓢虫色斑多样性的遗传机制解析工作^[7]。2018 年, 日本和法国的研究团队几乎同时报道了异色瓢虫色斑多样性的遗传进化机制。他们分别进行了异色瓢虫全基因组测序分析, 选取了与昆虫翅 (或体壁) 发育相关的基因进行 RNAi 筛选和免疫组化分析, 最终挖掘出 GATA 转录因子 *Pannier* 基因, 该基因与异色瓢虫色斑多样性的进化发育具有相关性。转录因子 *Pannier* 基因位于 h 基因座上, 研究发现其第一个内含子序列远长于其他昆虫, 其中约有 50 kbp 片段在异色瓢虫 4 个常见亚型 (*succinea*, *axyridis*, *spectabilis*, *conspicua*) 之间具有明显的差异, 进一步研究证实 *Pannier* 第一内含子区的顺式调控差异是异色瓢虫种内 4 种主要色斑亚型形成的首要原因, 并推测第一内含子区域每一次染色体倒置都会产生一个新的色斑亚型^[3,8,17]。

1.2 生理机制

异色瓢虫鞘翅色斑展现出红色 (黄色) 与黑色镶嵌的模式。谈家桢^[18]先生认为异色瓢虫鞘翅表型的变异是黑色素与非黑色素 (类胡萝卜素衍生物) 的分布范围与布局的变更引起的。纽约州立大学特鲁教授研究认为异色瓢虫鞘翅颜色的变异可能是昆虫表皮的黑化现象^[19]。日本冈崎国立基础生物学研究所的研究团

队针对异色瓢虫鞘翅色素沉积的过程做了更为细致的研究，结果表明异色瓢虫鞘翅上类胡萝卜素和黑色素的基因调控网络在其化蛹之后 80 h 左右开始启动，首先类胡萝卜素合成并积累在鞘翅靠近腹部一侧相对较厚的上皮细胞中，随后黑色素合成并积累在鞘翅靠近背部一侧相对较薄的上皮细胞中，与红色区域镶嵌互补，具体的表现是，在获得鞘翅区域面积等信息后（图 1A），会促使 *Pannier* 基因在鞘翅未来显示黑色区域高表达（图 1B），在此区域，*Pannier* 可以促进黑色素的表达，抑制类胡萝卜素的积累（图 1C），从而形成模式众多的鞘翅斑型^[7,8,17]。因此，我们可以看出黑色素合成部位的差异是产生色斑亚型的主要原因。



A: 位置信息导致鞘翅模式基因的表达 Positional information leads to the expression of patterning genes; B: 模式基因 *Pannier* 在特定的位置表达并激活与黑色素合成和转运相关的效应基因 The patterning gene *Pannier* is expressed in a specific location and activates the effector genes involved in melanin synthesis and transport; C: 在 *Pannier* 基因高表达区域促进黑色素的合成积累，并抑制类胡萝卜素的沉积，最终形成鞘翅色斑 In the high expression region of the *Pannier* gene, pannier promotes melanin and represses carotenoids, and finally forms elytra colour pattern

图 1 异色瓢虫鞘翅色斑形成示意图

Fig. 1 Schematic diagram of elytra colour pattern formation in *Harmonia axyridis*

目前，昆虫表皮的黑色素合成途径相对清晰且保守，黑色素合成的起始底物为酪氨酸（tyrosine），首先酪氨酸在酪氨酸羟化酶（tyrosine hydroxylase, TH）作用下合成 3,4-二羟基苯丙氨酸（多巴）（3,4-dihydroxyphenylalanine, DOPA），多巴可以直接被酚氧化酶（phenoloxidase）氧化生成多巴黑色素（DOPA melanin）。除此之外，多巴还可以被多巴脱羧酶（DOPA decarboxylase, DDC）催化生成多巴胺（dopamine），然后多巴胺再经酚氧化酶氧化成多巴胺黑色素（dopamine melanin）^[19]。在此基础上，本研究团队以黑色素合成途径中重要转化酶 TH 和 DDC 为切入点，利用基因沉默技术（RNAi）分别将其抑制表达并从表观角度揭示异色瓢虫黑化途径，结果表明多巴胺黑色素（dopamine melanin）合成途径是异色瓢虫鞘翅黑化的主要途径^[20,21]。昆虫表皮的鞣化过程包含色素沉积和骨化过程^[22]。有研究表明，异色瓢虫黑色素合成的底物多巴胺还可以与天冬氨酸（aspartate）经天冬氨酸脱羧酶（aspartate decarboxylase, ADC）催化生成的产物 β -丙氨酸（ β -alanine）结合，在 N- β -乙酰多巴胺（N- β -alanyldopamine, NBAD）合成酶（ebony）作用下生成 NBAD，参与昆虫表皮骨化，抑制天冬氨酸- β -丙氨酸通路 *HaADC* 和 *Haebony* 基因的表达，会引起底物多巴胺积累，使得异色瓢虫蛹体壁黑色加深。此外，温度升高会引起 *HaADC* 和 *Haebony* 基因的表达量升高，导致多巴胺被过多的催化生成 NBAD，引起多巴胺黑色素含量降低。这也是异色瓢虫黄底型个体经过高温处理后，鞘翅黑色斑点面积变小的原因^[23,24]。

2 地理分布

异色瓢虫的原产地为亚洲，其分布从西部的阿尔泰山脉延伸到东部的太平洋海岸，从北部的西伯利亚

南部延伸到中国南部^[1,25]。异色瓢虫不同色斑型个体出现的频率与其所在的地理环境因素具有相关性^[26]。从全球范围来看,异色瓢虫在原产地亚洲中部及东部地区以黑底型(*spectabilis*, *conspicua*, *axyridis*)为主,其中 *conspicua* 在日本异色瓢虫种群所占比例最高, *axyridis* 在西伯利亚的东部太平洋沿岸和中国非常罕见。异色瓢虫在其引入地北美地区则以黄底型为主^[25,27,28]。在我国异色瓢虫色斑类型与纬度存在一定相关性,黄底型个体在高纬度地区种群中的比例高于低纬度地区^[29-31]。针对我国内蒙古、山西、湖北、云南和四川5个省(自治区)的异色瓢虫种群调查结果显示,黄底型个体比例显著高于黑底型,黑底型中黑缘型(*aulica*)个体所占比例最低,内蒙古自治区黄底型个体所占比例显著高于其他4个省份,在内蒙古贺兰山地区共发现11个黄底亚型,按比例从多到少依次为:19斑亚型、16斑亚型、黄底无斑亚型、2斑亚型、18斑亚型、4斑亚型、10斑亚型、12斑亚型、14斑亚型、8斑亚型、6斑亚型。其中黄底十九斑(19-*signata*)个体所占比例最高为28.77%^[32]。

有研究报道异色瓢虫黄底型和黑底型个体对气候变化会产生不同的生理反应,因此推断异色瓢虫基于地理分布的表型差异性与气候因素具有一定的相关性^[12]。在韩国大田(Daejeon)和忠南(Chungnam)地区的越冬种群中黄底型个体的比例约为90%,而实验室种群中则是以黑底型个体为主^[33]。我国异色瓢虫不同色斑亚型的分布与气候因素也表现出相关性,即自西向东黄底型个体的比例逐渐增多,而自北向南黄底型比例逐渐减少,黑底型逐渐增多^[18]。2011年,本研究团队针对我国东北地区异色瓢虫越冬种群调查结果显示,黄底型个体的数量是黑底型的2倍以上^[34],进一步分析推断湿度在异色瓢虫地理分布上起着重要作用,干燥的环境益于黄底型个体繁衍,而黑底型更适合在湿润的环境中生活。

3 生物学特性

异色瓢虫不同色斑型个体在生物学参数方面存在一定的差异性。有研究报道,在(25±1)℃,相对湿度65%±2%,光周期16L:8D条件下,黄底型(*succinea*)和黑底型(*spectabilis*)个体的存活时间无显著差异,但 *succinea* 个体的世代周期较短,间接说明 *succinea* 的潜在种群增长率高于 *spectabilis*^[35]。在针对两窗黑缘型(*aulica*)和全黑型(*nigra*)个体的研究发现, *aulica* 个体的寿命长于 *nigra* 个体。除一龄幼虫外, *aulica* 其他龄期幼虫,蛹和成虫体质量明显高于 *nigra*, 尽管这两种亚型的异色瓢虫在各龄期体质量增加情况(即蜕皮第一天体质量到最大体质量差值)无显著差异,但除雌性成虫外,其他各龄期的 *aulica* 对蚜虫消耗量显著高于 *nigra*^[36]。

异色瓢虫不同色斑型个体的繁殖能力也存在一定差异,例如:Serpa等^[37]对异色瓢虫五种亚型(*succinea* s0, *succinea* s9, *conspicua*, *nigra*, *aulica*)的生殖力进行比较,发现较为稀有的 *nigra* 和 *aulica* 亚型的生殖力低于常见的 *succinea* 和 *conspicua* 亚型。有研究报道,异色瓢虫繁殖能力差异性与猎物种类有关。在不考虑猎物种类的情况下,两窗黑缘型(*aulica*)个体的生殖力、繁殖力以及卵的孵化率均显著高于全黑型(*nigra*)。在饲喂甜菜蚜 *Aphis fabae* Scopoli 或桃蚜 *Myzus persicae* Sulzer 时,发现两种猎物对 *aulica* 个体的生殖力、繁殖力和卵孵化率无明显影响,而针对 *nigra* 亚型,饲喂甜菜蚜时的生殖力显著高于桃蚜^[36,38]。在饲喂甜菜蚜时, *succinea* 个体的生殖力显著高于 *spectabilis*^[35]。此外,我们在饲养异色瓢虫种群过程中发现,长期提供单一猎物豌豆修尾蚜 *Megoura japonica* 且环境条件不变,种内色斑亚型会逐渐减少,易趋向单种类型。

比利时根特大学研究团队针对光周期和猎物对黑底型和黄底型个体的发育历期和生殖能力开展了研究工作,结果显示饲喂豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 且环境条件为等光照12L:12D时,黑底型(*spectabilis* 和 *conspicua*)的产卵前期明显低于黄底型(*succinea*),而饲喂地中海粉蚜 *Ephesttia kuehniella* Zeller 卵且环境条件为长光照16L:8D时,产卵前期的差别情况正好相反。另外,饲喂豌豆蚜且环境条件为长光照16L:8D时,黑底型的产卵周期长于黄底型。以上所有处理中,黄底型的寿命均长于黑底型,其中饲喂地中海粉蚜且环境条件为长光照16L:8D时,黄底型个体发育速度高于黑底型,在等光照12L:12D条件下,这种差异更为明显。该研究结果间接说明异色瓢虫黄底型个体对非自然猎物的取食适应性高于黑底型个体,进一步推断黄底型个体在其入侵地欧美等地区更具有竞争优势^[39]。

异色瓢虫在感受外界胁迫时会释放生物碱(harmonine)用来抵抗外界的干扰,生物碱作为异色瓢虫血

淋巴中的一种防御化合物, 是异色瓢虫具有强大免疫力的关键因素^[40,41]。有研究表明异色瓢虫体内生物碱的含量与其鞘翅的颜色具有一定的相关性, 即黄底型个体中鞘翅黑色斑点越少其体内总生物碱的含量越多^[4]。生物碱不仅在异色瓢虫免疫功能上发挥重要的作用, 其也可能作为警戒素或聚集信息素在防御反应方面发挥作用。

4 环境适应度

环境适应度是衡量一个物种基因型的相对表现对其后代的贡献, 在生物防治中, 通常采用间接适应度来评价捕食效率和引入后种群数量增长情况^[36]。异色瓢虫种群中黄底型和黑底型个体数量的比例会随季节变化而变动, 如在日本京都地区, 春季和初夏时期黄底型个体数量逐渐增多^[42]。我国华北地区, 秋季异色瓢虫种群中黄底型个体的数量是黑底型的5倍, 在次年春季, 黄底型和黑底型个体数量基本相同, 该研究结果说明黑底型是冬季低温环境下的优势种群^[43]。有研究表明黑色个体比非黑色个体可以获得更多的热量以维持机体的正常生命活动^[44], 因此推断异色瓢虫黑底型个体可以在冬季低温环境中依靠体色优势吸收更多的热量维持其在低温逆境中的生理活动, 进而导致在次年春季黑底型个体数量增多^[45,46]。另外, 色斑的多样与对温度的适应性差异相关, 异色瓢虫全黑型(*nigra*)个体最适温度比两窗黑缘型(*aulica*)低3.7℃, 且*nigra*成虫和幼虫适应温度范围均比*aulica*小, 在接近耐受温度上限, 此时*nigra*对甜菜蚜的捕食量低于*aulica*^[47]。

异色瓢虫色斑亚型具有温度诱导的可塑性。黄底型(*succinea*)个体鞘翅黑色斑点的面积与环境温度具有明显的相关性, 例如: 黄底型个体经过低温(14℃或15℃)诱导后, 其鞘翅黑色斑点的面积显著增加^[45,48,23]。经过高温(33℃或35℃)诱导后, 其鞘翅黑色斑点的面积显著减少, 且雄虫黑色斑点对温度诱导的反应显著高于雌虫^[23,49]。到目前为止, 还未见有关异色瓢虫黑底型个体鞘翅黑色素可受温度调控的报道。此外, 辛海泉^[50]通过比较长春市区1989年到2008年异色瓢虫表型及基因频率, 发现异色瓢虫色斑表型频率和基因频率年代差异与年平均温度变化显著相关, 黑底型出现的频率与年平均温度呈正相关, 黄底型出现的频率与年平均温度呈负相关。

5 捕食能力

异色瓢虫是生物防治领域重要的捕食性天敌昆虫, 对靶标猎物具有较强的捕食能力。有研究表明, 异色瓢虫黄底型和黑底型个体在取食能力方面具有差异性, 进一步研究表明同一底色不同斑型个体之间的捕食能力也存在差异。例如, 黑底型中的两窗黑缘型(*aulica*)个体取食能力高于全黑型(*nigra*), 在满足正常生长和产卵的情况下, 雌性*nigra*个体对猎物桃蚜的取食数量要低于雌性*aulica*个体, 但两种亚型雌性成虫日增重相同。在取食相同数量的甜菜蚜时, *aulica*雌虫日增重高于*nigra*雌虫^[38]。上述研究表明*nigra*和*aulica*对猎物甜菜蚜和桃蚜存在取食差异性, 这也间接说明异色瓢虫不同色斑亚型个体的营养需求不同。Komai和Hosino^[51]在日本名古屋地区调查研究发现, 异色瓢虫不同亚型个体在植物上的分布有一定的差异, 例如: 与小麦和果树相比, 松树上黑底花斑型*axyridis*个体的比例较高, 黑底窗型*conspicua*个体的比例较少, 这种差异可能与异色瓢虫不同亚型个体对猎物的选择喜好性有关。正是由于异色瓢虫不同色斑型个体生长发育所需猎物种类不同, 可能为该物种的遗传多态性提供了一个选择性的基础^[38]。

环境因素(温度、光周期)和猎物种类可以影响异色瓢虫的捕食能力, 在适温(20℃和25℃)环境下, 异色瓢虫黄底型个体捕食西花蓟马*Frankliniella occidentalis* Pergande和烟粉虱*Bemisia tabaci* Gennadius的数量略高于黑底型, 在低温(10℃和15℃)环境下, 黄底型个体捕食烟粉虱、桃蚜和西花蓟马的数量显著高于黑底型, 而在高温(30℃和35℃)环境下, 黄底型个体捕食桃蚜的数量显著低于黑底型。光周期研究结果表明: 在等光照12L:12D、短光照8L:16D和4L:20D以及长光照20L:4D环境条件下, 黄底型个体对烟粉虱、桃蚜和西花蓟马的捕食能力均高于黑底型个体^[52]。因此, 在利用异色瓢虫防控害虫时, 可以综合分析不同色斑亚型个体间捕食能力的差异, 充分发挥不同色斑亚型的环境适应性进而提高其应用控害效果。

6 选型交配

性选择是推动物种进化过程的一个重要动力, 是形成生物多样性的原因之一。性选择对于两性交配繁

衍后代的物种具有重要进化和生理意义,通过选择具有优良基因背景的配偶进行交配,从而繁殖出优势的后代^[53]。在多型性物种中,这种非随机的选型交配是该物种遗传变异的基础,也是适应环境的一种策略^[42]。异色瓢虫种内众多色斑亚型个体之间具有选型交配的特性,且有一定的季节性规律。在春季,黑底型和黄底型雌虫更倾向于选择黄底型雄虫交配,黄底型个体之间选择配对的速度较快,但是在夏季黄底型的交配成功率低于黑底型,在秋季黑底型个体之间选择配对的速度较快^[42,43]。春季异色瓢虫繁殖时期,雌虫在接受黑底型雄虫精子前会等待更长的时间,并且黑底型雌虫比黄底型等待时间长,而且黑底型雄虫与黄底型雌虫的交配时间大于黑底型雌虫^[54]。异色瓢虫也可以通过拒绝与不喜好的异性交配而表现出选型交配特性,如果雌虫与不喜欢的雄虫交配后会将精子保留一段时间阻止受精,进而等待喜好雄虫进行交配繁衍后代^[43,55]。在春季,黑底型 *conspicua* 的交配成功率显著低于黄底型 *succinea*,将黑底型和黄底型瓢虫的鞘翅分别用色素染料涂上与鞘翅底色相反颜色后,发现涂成黄色的黑底型个体的交配成功率显著提高,而涂成黑色的黄底型个体交配成功率无显著变化。然而在夏季,鞘翅涂抹色素染料后不会影响异色瓢虫的性选择偏好^[42]。上述结果表明雄性鞘翅颜色是雌性选型交配时的一个重要影响因素。此外,异色瓢虫个体大小,生物碱的含量也可能是性选择的参考因素^[4,42,43]。

7 入侵性

早在 1916 年,异色瓢虫作为高效的生防因子被引入到北美用于防治蚜虫^[56,57],1988 年异色瓢虫在北美地区建立了定殖种群,并以北美东部为“桥头堡”向欧洲,非洲和南美洲扩散^[58,59]。异色瓢虫具有强大的环境适应能力,且在入侵地缺少天敌,使当地本土瓢虫处于竞争劣势,对侵入地其他昆虫造成威胁。此外,在欧美地区异色瓢虫常聚集在成熟的葡萄上,酿酒时极易造成污染,影响葡萄酒的品质^[60-63],因此,异色瓢虫在北美和欧洲等地被认定为入侵害虫而受到广泛的关注和研究^[64-66]。2006 年, Majerus 等^[67,68]报道了英国地区异色瓢虫的三种亚型包括黄底型 (*succinea*) 和黑底型 (*conspicua*, *spectabilis*)。随后十年中,又陆续报道 2 种亚型 *equicolor* 和 *aulica*,但 *axyridis* 亚型一直未见报道,进一步研究调查表明 *succinea* 个体数量占已有记录种的 80%^[69-71]。根据黑化热导理论 (theory of thermal melanism),黑色个体可以吸收更多热量,日照较弱的时候更有利,相反,日照强的条件下,黄底型个体更占优势。Purse 等^[71]通过建立贝叶斯空间生存模型分析黄底型和黑底型入侵和传播,发现尽管夏季更强的光照有利于黄底型扩散,但异色瓢虫各色斑型扩散范围相似。

8 耐受性

异色瓢虫作为生物防治领域中重要的天敌昆虫,对其在逆境条件下(高温、低温、药剂胁迫)的可塑性研究尤为重要。异色瓢虫对低温环境具有较强的耐受性,如在低温(3℃和6℃)储存5个月后对其生殖能力无不良影响^[72]。过冷却现象是昆虫体内抗寒物质在低温状态下所表现出来的一种抵御低温环境的生理现象,过冷却点的高低可以从一定程度上反应生物的抗寒能力^[73]。异色瓢虫自然种群中黄底型与黑底型成虫的过冷却点呈现出明显的季节性变化规律,越冬前黑底型过冷却点略低于黄底型,而在整个越冬期间,黄底型过冷却点一直低于黑底型^[74,75]。研究人员推断黑底型成虫可以通过体壁颜色(黑色)从环境中吸收更多的热量,而黄底型成虫则通过更低的过冷却点来获得更强的耐寒性,以保证种群在低温下存活^[75,76]。热激蛋白(heat shock proteins, HSPs)是生物体受到环境温度刺激后表达,用于短期应对逆境胁迫的一类蛋白质^[77]。低温可以诱导热激蛋白的表达,在抗寒机制差异探究方面,汪慧娟等^[78]通过测定异色瓢虫 3 个小分子热激蛋白基因 (*HaHSP47.74*, *HaHSP21.53* 和 *HaHSP21.52*) 的表达情况,发现在低温(4℃)储存条件下,黑底型雌虫和黄底型雌虫对 *HaHSP47.74* 和 *HaHSP21.53* 响应时间不同。而 *HaHSP21.52* 的表达情况在两种色斑亚型之间无显著差异。值得一提的是,异色瓢虫越冬种群中黑底型和黄底型雌虫经低温储存后,其体内的 *HaHSP47.74*, *HaHSP21.53*, *HaHSP21.52* 的表达量无显著变化。

天敌昆虫和害虫处于同一生态位,因此,在害虫综合治理过程中,使用化学药剂防治害虫时,也不可避免对异色瓢虫产生毒害作用。我们研究团队对广谱性杀虫剂高效氯氰菊酯对异色瓢虫的亚致死效应进行研究,结果表明黄底型 (*succinea*) 雌性成虫在接触亚致死剂量的高效氯氰菊酯后,其飞行次数、时间和

距离均显著增加,同时其爬行速度、时间和距离也显著增加^[79]。2018年,Haelewaters等^[80]针对专性寄生菌 *Hesperomyces virescens* 对异色瓢虫致病能力进行研究,结果表明 *H. virescens* 对体型较小的瓢虫具有较高的致病率,且对雄虫的感染强度高于雌虫。除此以外,研究发现黄底型 *succinea* 种群中鞘翅黑色斑点数量越多, *H. virescens* 对其感染强度越高,这可能是由于 *H. virescens* 真菌对生物碱较为敏感。已有研究表明黄底型个体中,鞘翅黑色斑点数量越多其体内生物碱 *harmonine* 含量越少^[4]。

同工酶是催化相同反应而分子结构和理化性质不同的酶,常用于昆虫分类鉴定,遗传进化研究^[81]。如酯酶同工酶是生物体内广泛存在的水解酶类,在昆虫中,酯酶广泛参与杀虫剂的代谢,使杀虫剂酯键断裂,因此可作为种内抗性与感性品系鉴定的标准^[82]。根据电泳酶带的变化,推断出基因位点和等位基因的异同,计算出基因频率作为研究分类和进化的依据^[83],通过比较多种变型间的同工酶谱,发现除苹果酸酶同工酶外,各色斑型成虫间酯酶、苹果酸脱氢酶和过氧化物酶的同工酶带数、活性均有差异。同一色斑类型间的酶带数量相同,如六斑变型 *sexsignata* 和十九斑变型 *19-signata* 同属于黄底型,酯酶同工酶均有四条酶带;拟月斑变型 *falcata* 和黑底二窗变型 *conspicua* 同属于黑底二窗型,酯酶同工酶均有两条酶带。异色瓢虫不同色斑型的杂交后代,在幼期不同发育阶段的个体,其酯酶同工酶带数、活性有较大差异,但同一发育阶段的个体,其酯酶同工酶没有差别^[84]。另外,研究表明异色瓢虫黑底型个体的酯酶含量明显高于黄底型。六斑变型 *sexsignata*, 八斑变型 *octosignata*, 十二斑变型 *duodecimsignata* 和十四斑变型 *quattuordecimsignata* 的酯酶酶谱与其他斑型差异较大。黄底型的异色瓢虫过氧化氢酶含量高于黑底色斑型瓢虫^[85]。

9 结论与展望

异色瓢虫自然进化的多型性有利于种群的生长发育,同时提高其应对不同环境的适应能力^[86]。作为控害潜能优良的天敌昆虫,异色瓢虫已被广泛应用于蚜虫、粉虱等多种害虫的防治中^[87-89],近期研究表明其对某些鳞翅目幼虫的卵和低龄幼虫也具有较好的防治效果^[90-92]。目前,异色瓢虫的人工饲养技术相对成熟且已实现规模化繁育^[93-95]。通过本文综述结果可以得出,异色瓢虫不同色斑型个体完成生长发育的营养需求存在一定的差异性,因此在人工繁育方面,我们可以考虑提供种类相对丰富的猎物,供其取食,以期获得优质的异色瓢虫品系,提高其在应用中的控害效果。异色瓢虫不同色斑型个体对逆境的适应性也具有一定的差异性,例如:在低温环境中黑底型个体可以依靠体色优势吸收更多的热量维持生命活动,发挥控害作用。因此,可以考虑在人工繁育过程中,加入色斑型纯化的环节,培育异色瓢虫不同色斑型品系,根据环境条件选择适宜的品系进行释放,提高异色瓢虫在逆境下的控害效果。

生物种内多型性的形成机制一直是进化发育生物学领域的研究热点^[96]。从本文综述可以看出,异色瓢虫是研究昆虫表型多样性的理想实验材料。国内外研究人员利用经典的遗传学实验结合现代分子生物技术,明确了异色瓢虫种内四种常见色斑亚型(*succinea*, *axyridis*, *spectabilis*, *conspicua*)形成的遗传进化机制。以此结果为基础,未来我们将着眼于其他色斑亚型遗传机制的解析工作。以期获得一套全面的异色瓢虫色斑亚型形成的遗传机制,为进化发育生物学提供有参考价值的科学论据。

参 考 文 献

- [1] Koch R L. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: a review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts[J]. Journal of insect Science, 2003, 3(1): 32.
- [2] 王甦, 张润志, 张帆. 异色瓢虫生物生态学研究进展[J]. 应用生态学报, 2007, 9: 2117-2126.
- [3] Gautier M, Yamaguchi J, Foucaud J, et al. The genomic basis of color pattern polymorphism in the Harlequin ladybird[J]. Current Biology, 2018, 28: 3296-3302.
- [4] Bezzerides A L, McGraw K J, Parker R S, et al. Elytra color as a signal of chemical defense in the Asian ladybird beetle *Harmonia axyridis*[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2007, 61(9): 1401-1408.
- [5] Tan C C. Mosaic dominance in the inheritance of color patterns in the ladybird beetle, *Harmonia axyridis*[J]. Genetics, 1946, 31: 195-210.
- [6] Dobzhansky T. Die geographische und individuelle variabilität von *Harmonia axyridis* Pallas in ihren wechselbeziehungen[J]. Biologische Zentralblatt,

- 1924, 44: 401-421.
- [7] Ando T, Niimi T. Development and evolution of color patterns in ladybird beetles: A case study in *Harmonia axyridis*[J]. Development Growth & Differentiation, 2019, 61: 73-84.
- [8] Ando T, Matsuda T, Goto K, *et al.* Repeated inversions within a pannier intron drive diversification of intraspecific colour patterns of ladybird beetles[J]. Nature Communications, 2018, 9: 3843.
- [9] Murakami Y, Hasegawa E, Watanabe S. Effects of color morph on aggregation formation for hibernation in an extremely color polymorphic ladybug, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae)[J]. Entomology, Ornithology and Herpetology, 2019, 8(1): 219.
- [10] 唐斌, 诸佶, 郭红双, 等. 异色瓢虫鞘翅色斑变异多样性研究进展[J]. 杭州师范大学学报(自然科学版), 2012, 11(2): 132-136.
- [11] Nawa U. Tentomushi no shurui ni tsuite (written in Japanese, title translation: on the species of ladybird beetles)[J]. Konchu Sekai, 1899, 26: 363-364.
- [12] Komai T. Genetics of ladybeetles[J]. Advances in Genetics, 1956, 8: 155-188.
- [13] Hosino Y. On variation in the pattern of *Harmonia axyridis*[J]. Zoological Magazine, 1933, 45: 255-267.
- [14] Hosino Y. Genetical studies on the pattern types of the lady-bird beetle, *Harmonia axyridis* pallas[J]. Journal of Genetics, 1940, 40: 215-228.
- [15] Tan C C, Li J C. Inheritance of the elytral color patterns of the lady-bird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas[J]. The American Naturalist, 1934, 68(716): 252-265.
- [16] 谈家桢, 胡楷. 异色瓢虫(*Harmonia axyridis*)鞘翅色斑二个新等位基因和嵌镶显性遗传学说的再证实[J]. 动物学研究, 1980, 3: 277-285.
- [17] Niimi T, Ando T. Evo-devo of wing colour patterns in beetles[J]. Current Opinion in Genetics and Development, 2021, 69: 97-102.
- [18] 庚镇城, 谈家桢. 异色瓢虫的几个遗传学问题[J]. 自然杂志, 1980, 7: 34-40.
- [19] True J R. Insect melanism: the molecules matter[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2003, 18: 640-647.
- [20] Chen X, Xiao D, Du X, *et al.* The Role of the dopamine melanin pathway in the ontogeny of elytral melanization in *Harmonia axyridis*[J]. Frontiers in Physiology, 2019, 10: 1066.
- [21] Xiao D, Chen X, Tian R B, *et al.* Molecular and potential regulatory mechanisms of melanin synthesis in *Harmonia axyridis*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21: 2088.
- [22] Noh M Y, Muthukrishnan S, Kramer K J, *et al.* Cuticle formation and pigmentation in beetles[J]. Current Opinion in Insect Science, 2016, 17: 1-9.
- [23] Zhang Y, Wang X X, Feng Z J, *et al.* Superficially similar adaptation within one species exhibits similar morphological specialisation but different physiological regulations and origins[J]. Frontiers in Cell and Developmental Biology, 2020, 8: 300.
- [24] Zhang Y, Wang X X, Feng Z J, *et al.* Aspartate- β -alanine-NBAD pathway regulates pupal melanin pigmentation plasticity of ladybird *Harmonia axyridis*[J]. Insect Science, 2021, 28(6): 1651-1663.
- [25] Dobzhansky T. Geographical variation in ladybeetles[J]. The American Naturalist, 1933, 67: 97-126.
- [26] Kryltsov A I. Geographical variability of ladybirds (Coleoptera, Coccinellidae) in north Kirghisia[J]. Entomologicheskoe Obozrenie, 1956, 35: 771-781.
- [27] Heimpel G E, Lundgren J G. Sex ratios of commercially reared biological control agents[J]. Biological Control, 2000, 19(1): 77-93.
- [28] Komai T, Chino M, Hosino Y. Contributions to the evolutionary genetics of the lady-beetle, *Harmonia*. I. Geographic and temporal variations in the relative frequencies of the elytral pattern types and in the frequency of elytral ridge[J]. Genetics, 1950, 35(5): 589-601.
- [29] 舒晓晗, 赵日那, 孟玲, 等. 我国异色瓢虫体型大小和色斑类型变异与纬度的关系[J]. 南京农业大学学报, 2019, 42(1): 88-93.
- [30] 杜文梅, 陈丽玲, 阮长春, 等. 长春市异色瓢虫色斑类型调查与研究[J]. 中国农学通报, 2010, 26(4): 258-266.
- [31] 徐青叶, 林青青, 金上, 等. 临安大明山异色瓢虫及龟纹瓢虫鞘翅色斑多样性分析[J]. 杭州师范大学学报(自然科学版), 2014, 13(2): 159-163.
- [32] 郭长飞. 异色瓢虫色斑调查和温度及食物对龟纹瓢虫色斑分化的影响[D]. 广州: 华南农业大学, 2016.
- [33] Seo M J, Kim G H, Youn Y N. Differences in biological and behavioural characteristics of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) according to colour patterns of elytra[J]. Journal of Applied Entomology, 2008, 132(3): 239-247.
- [34] Wang S, Michaud J P, Tan X L, *et al.* The aggregation behavior of *Harmonia axyridis* in its native range in Northeast China[J]. BioControl, 2011, 56(2): 193-206.
- [35] Zeki E, Papanikolaou N, Demiris N, *et al.* Comparison of the demographic parameters and survival of two phenotypes of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae)[J]. European Journal of Entomology, 2015, 112: 193-196.

- [36] Soares A O, Schanderl D C H. Fitness of two phenotypes of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae)[J]. European Journal of Entomology, 2001, 98: 287-293.
- [37] Serpa L, Shanderl H, Brito C P, *et al.* Fitness of five phenotypes of *Harmonia axyridis* PALLAS (Coleoptera: Coccinellidae)[J]. Biology, Ecology and Behaviour of Aphidophagous Insects, 2003, 5: 43-49.
- [38] Soares A O, Coderre D, Schanderl H. Influence of prey quality on the fitness of two phenotypes of *Harmonia axyridis* adults[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2005, 114(3): 227-232.
- [39] Berkvens N, Bonte J, Berkvens D, *et al.* Influence of diet and photoperiod on development and reproduction of European populations of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae)[J]. BioControl, 2008, 53: 211-221.
- [40] Röhrich C R, Ngwa C J, Wiesner J, *et al.* Harmonine, a defence compound from the harlequin ladybird, inhibits mycobacterial growth and demonstrates multi-stage antimalarial activity[J]. Biology letters, 2012, 8(2): 308-311.
- [41] Chen M, Mei Y, Chen X, *et al.* A chromosome-level assembly of the harlequin ladybird *Harmonia axyridis* as a genomic resource to study beetle and invasion biology[J]. Molecular Ecology Resources, 2021, 21: 1318-1332.
- [42] Osawa N, Nishida T. Seasonal variation in elytral colour polymorphism in *Harmonia axyridis* (the ladybird beetle): the role of non-random mating[J]. Heredity, 1992, 69(4): 297-307.
- [43] Wang S, Michaud J P, Zhang R Z, *et al.* Seasonal cycles of assortative mating and reproductive behaviour in polymorphic populations of *Harmonia axyridis* in China[J]. Ecological Entomology, 2009, 34: 483-494.
- [44] Jong P, Gussekloo S, Brakefield P. Differences in thermal balance, body temperature and activity between non-melanic and melanic two-spot ladybird beetles (*Adalia bipunctata*) under controlled conditions[J]. Journal of Experimental Biology, 1996, 199: 2655-2666.
- [45] Michie L J, Masson A, Ware R L, *et al.* Seasonal phenotypic plasticity: wild ladybirds are darker at cold temperatures[J]. Evolutionary Ecology, 2011, 25(6): 1259-1268.
- [46] Majerus M, Kearns P, Allington S. Ladybirds[M]. Slough: Richmond Publishing, 1989.
- [47] Soares A O, Coderre D, Schanderl H. Effect of temperature and intraspecific allometry on predation by two phenotypes of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae)[J]. Environmental Entomology, 2003, 32(5): 939-944.
- [48] Michie L J, Mallard F, Majerus M E, *et al.* Melanic through nature or nurture: genetic polymorphism and phenotypic plasticity in *Harmonia axyridis*[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2010, 23(8): 1699-707.
- [49] Knapp M, Nedvěd O. Gender and timing during ontogeny matter: effects of a temporary high temperature on survival, body size and colouration in *Harmonia axyridis*[J]. PLoS ONE, 2013, 25: 8(9): e74984.
- [50] 辛海泉. 吉林省部分地区异色瓢虫鞘翅色斑多态的群体遗传学分析[D]. 上海: 东北师范大学, 2009.
- [51] Komai T, Hosino Y. Contributions to the evolutionary genetics of the lady-beetle, *Harmonia*. II. *Microgeographic variations*[J]. Genetics, 1951, 36(4): 382.
- [52] Chen X, Xiao D, Du X, *et al.* Impact of polymorphism and abiotic conditions on prey consumption by *Harmonia axyridis*[J]. Entomologia Generalis, 2019, 39: 251-258.
- [53] Mishra G. Phenotype-dependent mate choice in *Propylea dissecta* and its fitness consequences[J]. Journal of Ethology, 2014, 32(3): 165-172.
- [54] Wang S, Michaud J P, Tan X L, *et al.* Melanism in a Chinese population of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): A criterion for male investment with pleiotropic effects on behavior and fertility[J]. Journal of Insect Behavior, 2013, 26(5): 679-689.
- [55] Ueno H. Intraspecific variation of P2 value in a coccinellid beetle, *Harmonia axyridis*[J]. Journal of Ethology, 1994, 12(2): 169-174.
- [56] Gordon R D. The Coccinellidae (Coleoptera) of America, north of Mexico[J]. Journal of The New York Entomological Society, 1985, 93: 1912.
- [57] Tedders W L, Schaefer P W. Release and establishment of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in the southeastern United States[J]. Entomological News, 1994, 105(4): 228-243.
- [58] Chapin J B, Brou V A. *Harmonia axyridis* (Pallas), the third species of the genus to be found in the United States (Coleoptera: Coccinellidae)[J]. Proceedings of the Entomological Society of Washington, 1991, 93: 630-635.
- [59] Lombaert E, Guillemaud T, Cornuet J M, *et al.* Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird[J]. PLoS ONE, 2010, 17:

- 5(3): e9743.
- [60] Brown M W, Miller S S. Coccinellidae (Coleoptera) in apple orchards of eastern West Virginia and the impact of invasion by *Harmonia axyridis*[J]. Entomological News, 1998, 109(2): 143-151.
- [61] Michaud J P. Responses of two ladybeetles to eight fungicides used in Florida citrus: Implications for biological control[J]. Journal of Insect Science, 2001, 1(1): 6.
- [62] Pickering G, Lin J, Riesen R. Influence of *Harmonia axyridis* on the sensory properties of white and red wine[J]. American Journal of Enology and Viticulture, 2004, 55: 153-159.
- [63] Galvan T L, Burkness E C, Hutchison W D. Influence of berry injury on infestations of the multicolored Asian lady beetle in wine grapes[J]. Plant Health Progress, 2006, 7(1): 55.
- [64] Brown P M J, Frost R, Doberski J, *et al.* Decline in native ladybirds in response to the arrival of *Harmonia axyridis*: early evidence from England[J]. Ecological Entomology, 2011, 36: 231-240.
- [65] Brown P M J, Thomas C E, Lombaert E, *et al.* The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and routes of invasion[J]. Biocontrol, 2011, 56: 623-641.
- [66] Lombaert E, Estoup A, Facon B, *et al.* Rapid increase in dispersal during range expansion in the invasive ladybird *Harmonia axyridis*[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2014, 27(3): 508-517.
- [67] Majerus M E N, Mabbott P, Rowland F, *et al.* The Harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Col., Coccinellidae) arrives in Britain[J]. Entomologists Monthly Magazine, 2006, 142: 87.
- [68] Majerus M, Strawson V, Roy H. The potential impacts of the arrival of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae), in Britain[J]. Ecological Entomology, 2006, 31(3): 207-215.
- [69] Brown P M J, Roy H E, Rothery P, *et al.* *Harmonia axyridis* in Great Britain: analysis of the spread and distribution of a non-native coccinellid[M]//From Biological Control to Invasion: the Ladybird *Harmonia axyridis* as a Model Species. Springer, Dordrecht, 2008, 55-67.
- [70] Roy H E, Brown P M J. Ten years of invasion: *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in Britain[J]. Ecological Entomology, 2015, 40(4): 336-348.
- [71] Purse B V, Comont R, Butler A, *et al.* Landscape and climate determine patterns of spread for all colour morphs of the alien ladybird *Harmonia axyridis*[J]. Journal of Biogeography, 2015, 42(3): 575-588.
- [72] Award M, Kalushkov P, Nedvedova T, *et al.* Fecundity and fertility of ladybird beetle *Harmonia axyridis* after prolonged cold storage[J]. BioControl, 2013, 58: 657-666.
- [73] 景晓红, 康乐. 昆虫耐寒性研究[J]. 生态学报, 2002, 22(12): 2202-2207.
- [74] 赵静, 于令媛, 李敏, 等. 异色瓢虫成虫耐寒能力的季节性变化[J]. 昆虫学报, 2008, 51(12): 1271-1278.
- [75] 赵静, 肖达, 李晓莉, 等. 异色瓢虫不同色斑型成虫的耐寒性研究[J]. 应用昆虫学报, 2015, 52(2): 428-433.
- [76] Trullas S C, van Wyk J H, Spotila J R. Thermal melanism in ectotherms[J]. Journal of Thermal Biology, 2007, 32(5): 235-245.
- [77] 唐芬芬, 邵榆岚, 杨伟克, 等. 昆虫响应非生物胁迫——表达热休克蛋白策略的研究进展[J]. 中国农学通报, 2013, 29(30): 181-184.
- [78] 汪慧娟, 赵静, 施佐堃, 等. 异色瓢虫 3 个小分子热激蛋白序列及低温诱导表达分析[J]. 中国农业科学, 2017, 50(16): 3145-3154.
- [79] Xiao D, Tan X, Wang W, *et al.* Modification of flight and locomotion performances, respiratory metabolism, and transcriptome expression in the lady beetle *Harmonia axyridis* through sublethal pesticide exposure[J]. Frontiers in Physiology, 2017, 8: 33.
- [80] Haelewaters D, Hiller T, Gorczak M, *et al.* Influence of elytral color pattern, size, and sex of *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) on parasite prevalence and intensity of *Hesperomyces virescens* (Ascomycota, Laboulbeniales)[J]. Insects, 2018, 9(2): 67.
- [81] 童富谈, 汪俏梅, 刘艳荷. 西方蜜蜂四个亚种酯酶同工酶型和苹果酸脱氢酶 II 同工酶基因型的遗传差异[J]. 动物学报, 2002, 6: 828-832.
- [82] 郭晓霞, 郑哲民, 于广志. 酯酶同工酶多态性及其在昆虫分类学中的应用价值[J]. 昆虫知识, 2000, 6: 371-374.
- [83] 彭统序. 同工酶在昆虫分类和进化研究中的意义[J]. 昆虫知识, 1986, 4: 179-183.
- [84] 杨秀芬, 宗良炳. 异色瓢虫鞘翅色斑型间的四种同工酶比较研究[J]. 华中农业大学学报, 1990, 1: 68-73.
- [85] 张思宇, 迟德富, 李鹤, 等. 不同色斑型异色瓢虫的同工酶比较[J]. 昆虫知识, 2008, 3: 426-431.

- [86] Grill C P. Development of colour in an aposematic ladybird beetle: the role of environmental conditions[J]. *Evolutionary Ecology Research*, 1999, 1: 651-662.
- [87] 张帆, 李姝, 肖达, 等. 中国设施蔬菜害虫天敌昆虫应用研究进展[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(17): 3463-3476.
- [88] 李姝, 王甦, 赵静, 等. 释放异色瓢虫对北京温室甜椒和圆茄上桃蚜的控害效果[J]. *植物保护学报*, 2014, 41(6): 699-704.
- [89] Yang N W, Zang L S, Wang S, *et al.* Biological pest management by predators and parasitoids in the greenhouse vegetables in China[J]. *Biological Control*, 2014, 68: 92-102.
- [90] Islam Y, Shah F M, Shah M A, *et al.* Temperature-dependent functional response of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on the eggs of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) in laboratory[J]. *Insects*, 2020, 11: 583.
- [91] 孔琳, 李玉艳, 王孟卿, 等. 多异瓢虫和异色瓢虫对草地贪夜蛾低龄幼虫的捕食能力评价[J]. *中国生物防治学报*, 2019, 35(5): 709-714.
- [92] 赵英杰, 符成悦, 李维薇, 等. 异色瓢虫幼虫对草地贪夜蛾卵和低龄幼虫的捕食作用[J]. *植物保护*, 2020, 46(1): 51-54, 86.
- [93] Li Y, Wang S, Liu Y, *et al.* The effect of different dietary sugars on the development and fecundity of *Harmonia axyridis*[J]. *Frontiers in Physiology*, 2020, 11: 574851.
- [94] 王红托, 张伟东, 陈新中, 等. 异色瓢虫规模化生产技术与瓢虫工厂的建立[J]. *应用昆虫学报*, 2012, 49(6): 1726-1731.
- [95] 孙贝贝, 尹哲, 侯峥嵘, 等. 异色瓢虫人工繁育与应用进展[J]. *生物技术进展*, 2016, 6(2): 141-145.
- [96] Joron M, Jiggins C D, Papanicolaou A, *et al.* *Heliconius* wing patterns: an evo-devo model for understanding phenotypic diversity[J]. *Heredity*, 2006, 97(3): 157-167.

(责任编辑: 张莹)