

湖南省稻水象甲的遗传多样性及入侵扩散特点

贺华良¹, 胡岩¹, 叶波², 张龙杰³, 雷振东⁴, 丁文兵¹, 李有志^{1*}

(1. 湖南农业大学植物保护学院, 湖南 长沙 410128; 2. 安乡县农业局, 湖南 安乡 415600; 3. 怀化市农业局, 湖南 怀化 418000; 4. 湖南省植保植检站, 湖南 长沙 410005)

摘要: 为全面了解湖南省稻水象甲的入侵扩散特点, 运用简单重复序列间区(ISSR)分子标记方法及对比 *CO* 基因、ITS2 片段的序列信息, 探讨全省 17 个地理种群的遗传多样性和扩散模式。结果表明: 湖南省稻水象甲种群 *CO* 基因、ITS2 片段的序列非常保守, 不能提供有效的多态性位点信息, 而 ISSR 的多态性信息非常丰富, 其多态性位点百分率可达 93.24%; 基于 ISSR 的数据分析发现, 湖南省稻水象甲的 Nei's 基因多样性指数为 0.363 0, 各地理种群间基因分化系数为 0.414 3, 种群之间的遗传距离与地理距离无相关性。湖南省稻水象甲地理种群分化不符合地理隔离模式, 以人为因素导致的扩散为主, 自然扩散为辅。

关键词: 稻水象甲; 简单重复序列间区; 遗传多样性; 扩散; 湖南

中图分类号: Q969.514.5

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2018)06-0613-07

Genetic diversity and geographical range expansion in Hunan populations of *Lissorhoptrus oryzophilus*

HE Hualiang¹, HU Yan¹, YE Bo², ZHANG Longjie³, LEI Zhendong⁴, DING Wenbing¹, LI Youzhi^{1*}

(1. College of Plant Protection, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 2. Agricultural Bureau of Anxiang County, Anxiang, Hunan 415600, China; 3. Agricultural Bureau of Huaihua City, Huaihua, Hunan 418000, China; 4. Hunan Station of Plant Protection and Quarantine, Changsha, Hunan 410005, China)

Abstract: To understand the geographical range expansion of *Lissorhoptrus oryzophilus* (*L. oryzophilus*), a rice weevil, in Hunan province, inter-simple sequence repeat (ISSR) molecular markers, mitochondrial *CO* gene and ITS2 sequence were examined to investigate the genetic diversity and expansion model of 17 geographic populations. The results showed that mitochondrial *CO* gene and ITS2 sequence were both conservative in different individuals, which was inappropriate for effective polymorphism analysis. However, the percentage of polymorphic bands of ISSR of populations reaches to 93.24%. After further analyzing, we found that Nei's gene diversity index (*H*) was 0.363 0, and the coefficient of genetic differentiation (*Gst*) among populations was 0.414 3. There was no significant correlation between genetic distance and geographical distance. The morphological differentiation of *L. oryzophilus* is not in conformity with the geographical isolation mode in Hunan province, indicating the rapid spread of rice water weevil in Hunan province was mainly related to artificial transport and less related to natural factors.

Keywords: *Lissorhoptrus oryzophilus*; ISSR; genetic diversity; expansion; Hunan province

稻水象甲(*Lissorhoptrus oryzophilus* Kuschel)原出自北美洲, 以成虫取食叶片、幼虫蛀食稻根为害, 最终导致水稻减产^[1-2]。1988 年首次在中国河北省唐山市唐海县被发现^[3]。2001 年, 湖南省株洲市株

洲县报道该虫首次入侵湖南, 至今已扩散到 8 个市(州)^[4]。稻水象甲在湖南省的快速扩散和广域分布, 造成对水稻生产的安全隐患。

焦文娟^[5]将美国德克萨斯州和路易斯安那州的

稻水象甲种群与 19 个分别采自中国、韩国、日本的稻水象甲种群的线粒体细胞色素 C 氧化酶亚基 I (Cytochrome C oxidize ,CO)基因序列作比分析,结果显示,美国种群与亚洲种群之间存在差异,分布在不同进化支上;美国种群和亚洲种群的遗传距离与地理距离之间不存在显著的相关性。柳青等^[6]基于 ISSR 分子标记技术,对中国 13 个省的稻水象甲进行了遗传多样性研究,结果表明,稻水象甲各种群之间遗传变异为 50.59%,即种群间的遗传分化度高于种群内的遗传分化度。王小武等^[7]利用 RAPD 分子标记技术,对新疆及北方典型稻区共 7 个地理种群进行研究,认为新疆荒漠稻区稻水象甲可能由东北地区传入,传入方式可能是贸易、稻草运输、交通工具等。稻水象甲在原产地北美洲具有两性生殖和孤雌生殖 2 种模式,而在入侵地只有孤雌生殖 1 种模式。张文俊等^[8]已证明具有孤雌生

殖能力和滞育行为的进化是该虫能成功入侵、定殖、扩散的重要机理。

笔者采集来源于湖南省 17 个稻水象甲地理种群的试虫样本,研究各地理种群的亲缘关系,分析其扩散特点和入侵路径,以期对湖南省稻水象甲的检疫提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

于 2016—2017 年水稻生长季节,采集湖南省境内稻水象甲成虫 17 个地理种群,并将国内同行惠赠的河北省唐山市、湖北省咸宁市、贵州省贵阳市息烽县和广东省梅州市 4 个地理种群作为对照,共计 226 头成虫样本(表 1),用无水乙醇浸泡后,置于-20 ℃冰箱保存。

表1 供试稻水象甲样本信息

Table 1 Sample information of the collected <i>Lissorhoptrus oryzophilus</i>									
序号	采集地	种群代码	地理位置	样本数量/头	序号	采集地	种群代码	地理位置	样本数量/头
1	河北省唐山市	TS	39°16'N, 118°25'E	12	12	湖南省永顺县	XX	29°00'N, 109°50'E	11
2	湖北省咸宁市	XN	29°50'N, 114°19'E	6	13	湖南省衡山县	HSX	27°14'N, 112°51'E	8
3	贵州省息烽县	XF	27°00'N, 106°43'E	12	14	湖南省祁东县	QD	26°59'N, 112°00'E	7
4	广东省梅州市	GD	23°46'N, 113°46'E	10	15	湖南省隆回县	LH	27°11'N, 110°58'E	4
5	湖南省醴陵市	LL	27°32'N, 113°15'E	12	16	湖南省长沙县	CS	28°28'N, 113°20'E	12
6	湖南省洞口县	DK	27°20'N, 110°35'E	12	17	湖南省益阳赫山区	HSQ	28°35'N, 112°17'E	12
7	湖南省望城区	WC	28°24'N, 112°55'E	12	18	湖南省浏阳市	LY	28°00'N, 113°19'E	12
8	湖南省临湘市	LX	29°13'N, 113°25'E	12	19	湖南省株洲县	ZZ	27°29'N, 113°08'E	12
9	湖南省邵东县	SD	27°18'N, 110°38'E	12	20	湖南省新邵县	XS	27°18'N, 111°30'E	12
10	湖南省宁乡市	NX	28°21'N, 112°36'E	12	21	湖南省邵阳县	SY	26°59'N, 111°16'E	12
11	湖南省双峰县	SF	27°22'N, 112°05'E	12					

1.2 方法

1.2.1 稻水象甲 DNA 提取

取保存于无水乙醇中的稻水象甲样本,按照动物基因组 DNA 提取试剂盒(B518251, 生工生物工程(上海)股份有限公司)说明书提取基因组 DNA。

1.2.2 靶标序列引物设计及 PCR 分析

根据 NCBI 数据库中稻水象甲线粒体 CO 基因 (GenBank 登录号 AY861436.1), 设计特异性引物: CO -F ,CAACATTATTTTGATTTTTTGG ;CO -R ,TCCAATGCACATATCTGCCATATTA。PCR 扩增程

序: 94 ℃预变性 3 min ; 94 ℃变性 15 s , 46 ℃退火 15 s , 72 ℃延伸 30 s , 30 个循环 ; 72 ℃延伸 5 min。通过比对苜蓿叶象甲、棉铃象甲和玉米象甲的 28S rRNA 和 5.8S rRNA 中的保守区域, 设计引物: ITS2-F , GCGTCAACTTGTGAAGT ; ITS2-R , CCCTCTAATGGGCTGTG。PCR 扩增程序: 94 ℃预变性 3 min ; 94 ℃变性 15 s , 50 ℃退火 15 s , 72 ℃延伸 30 s , 30 个循环 ; 72 ℃延伸 5 min。ISSR 引物群参照加拿大哥伦比亚大学(UBCBL)公布的第 9 套引物序列(UBCprimer set #9), 合成后再筛选符合试验要求的引物。PCR 扩增程序为: 94 ℃预变性 3 min ; 94 ℃变性 30 s , 每条 ISSR 引物的最适温度退火 15 s ,

72 ℃延伸 60 s, 30 个循环; 72 ℃延伸 5 min。所有引物合成委托生工生物工程(上海)股份有限公司完成。

1.3 数据统计

参照文献[9]方法, 进行 *CO* 基因序列和 ITS2 序列的分析: 使用 Chromas 软件查看序列的测序峰图, 使用 ClustalX 软件进行供试样本的多重序列比对; 使用 DnaSP 软件计算单倍型多样性、核苷酸多样性和平均变异数。

参照文献[10–11] 方法, 进行 ISSR 位点统计及遗传多样性分析。统计电泳条带时, 同一位点有条带的个体按阳性记录, 记作“1”, 没有出现条带的则按阴性记录, 记作“0”, 形成“0”“1”排列的矩阵。通过 POPGENE 软件分析矩阵, 输出等位基因数(N_a)、有效等位基因数(N_e)、Nei’s 遗传多样性指数(H)、Shannon 信息多样性指数(I)和多态位点百分率等。再由 H 估计种群的总基因多样性(H_t)、种群内的遗传多样性(H_s)、各种群间的基因分化系数(G_{st})和种群间的基因流系数(N_m)等参数, 判断种群间和种群内的遗传分化度。利用 NTSYS 软件进行非加权配对算术平均法进行聚类, 并对种群之间的遗传关系加以分析。

2 结果与分析

2.1 湖南省稻水象甲 *COI* 基因和 ITS2 序列多态性分析

对供试 21 个种群稻水象甲的 DNA 进行检测, 结果表明 226 头稻水象甲成虫的 DNA 质量符合试验要求。针对线粒体 *CO* 基因和 ITS2 序列进行 PCR 扩增和多重序列比对。经过 DnaSP 软件分析, 发现样本间的 *CO* 基因和 ITS2 序列一致, 没有发现不同的单倍型, 不能提供有效信息进行后续遗传多样性分析。所获得的 ITS2 序列已提交 GenBank 数据库, 登录号 MH156213。

2.2 湖南省稻水象甲 ISSR–PCR 扩增的多态性分析

经过对 20 条 ISSR 引物的筛选, 最终选择 9 条多态性良好、条带清晰、重复性好的引物, 对稻水象甲样本进行 ISSR–PCR 扩增。结果(表 2)表明, 9 条引物总共扩增出 74 条电泳条带, 条带大小多集中于 200~2 000 bp; 其中多态性条带 69 条, 多态性位点百分率为 93.24%, 说明供试稻水象甲样本的 ISSR 遗传多样性水平较高。引物 P01、P02、P07、P08 和 P09 多态性位点百分率为 100%; P05 多态性最低, 多态性位点百分率仅为 75%。

表2 ISSR引物的序列及多态性特性

Table 2 Sequences of ISSR primers and the polymorphic bands

引物编号	引物序列(5'→3')	退火温度/℃	扩增总带数	多态性条带数	多态性位点百分率/%
P01	AC ACACACACACACAC TC	53	8	8	100
P02	AC ACACACACACACAC YG	54	6	6	100
P03	AG AGAGAGAGAGAGAG GC	54	8	7	88
P04	AG AGAGAGAGAGAGAG CC	54	7	6	86
P05	AG AGAGAGAGAGAGAG C	52	8	6	75
P06	AG AGAGAGAGAGAGAG YC	54	9	8	89
P07	AG AGAGAGAGAGAGAG YA	53	9	9	100
P08	GA GAGAGAGAGAGAGA YC	54	8	8	100
P09	AC ACACACACACACAC YT	53	11	11	100

对不同地理种群稻水象甲样本的遗传多样性进行分析, 结果(表 3)显示, 等位基因数(N_a)为 1.932 4, 有效等位基因数(N_e)为 1.639 6, Shannon’s 信息多样性指数(I)为 0.532 0, 多态位点百分率为 93.24%, Nei’s 遗传多样性指数(H)为 0.363 0, 表明种群样本总的基因多样性大于种群内基因多样性(0.212 9)。4 个省种群中, 以河北唐山种群的多态位点百分率

最高, 为 47.30%, H 指数和 I 指数也最高, 分别为 0.168 7 和 0.251 2。湖南省 17 个种群, 双峰种群(SF)多态位点百分率最高, 为 79.73%, 其指数 H 和指数 I 分别为 0.319 1 和 0.464 9; 邵阳种群的多态位点百分率最低, 仅为 27.03%, 指数 H 和指数 I 也最低, 分别为 0.114 0 和 0.161 0。

表3 稻水象甲地理种群和样本总体的遗传多样性

Table 3 Genetic diversity for different geographical populations and for total samples of *Lissorhoptrus oryzophilus*

种群	等位基因数(N_a)	有效等位 基因数(N_e)	Nei's 基因 多样性指数(H)	Shannon 信息 多样性指数(I)	多态 位点数	多态位点 百分率/%
TS	1.473 0±0.502 7	1.293 0±0.378 8	0.168 7±0.202 4	0.251 2±0.289 4	35	47.30
XN	1.378 4±0.488 3	1.274 9±0.395 8	0.152 0±0.209 2	0.221 0±0.297 4	28	37.84
XF	1.378 4±0.488 3	1.237 1±0.369 7	0.133 9±0.197 3	0.198 1±0.281 2	28	37.84
GD	1.364 9±0.484 7	1.231 0±0.357 2	0.132 3±0.194 8	0.195 8±0.279 5	27	36.49
LL	1.743 2±0.439 8	1.536 2±0.383 4	0.301 0±0.197 9	0.438 3±0.277 9	55	74.32
DK	1.702 7±0.460 2	1.553 8±0.409 1	0.302 1±0.211 3	0.433 9±0.296 5	52	70.27
WC	1.770 3±0.423 5	1.578 2±0.379 5	0.319 9±0.197 6	0.462 1±0.276 4	57	77.03
LX	1.418 9±0.496 7	1.286 9±0.399 6	0.159 0±0.210 2	0.232 5±0.297 8	31	41.89
SD	1.513 5±0.503 2	1.346 5±0.396 3	0.196 2±0.212 3	0.288 1±0.302 3	38	51.35
NX	1.743 2±0.439 8	1.505 8±0.386 9	0.285 8±0.200 2	0.419 0±0.279 5	55	74.32
SF	1.797 3±0.404 8	1.568 7±0.370 4	0.319 1±0.189 3	0.464 9±0.263 1	59	79.73
XX	1.473 0±0.502 7	1.280 4±0.360 8	0.164 5±0.198 0	0.246 2±0.285 1	35	47.30
HSX	1.662 2±0.476 2	1.526 1±0.414 3	0.287 4±0.216 0	0.412 5±0.304 7	49	66.22
QD	1.297 3±0.460 2	1.221 7±0.365 4	0.123 4±0.197 6	0.178 8±0.282 8	22	29.73
LH	1.473 0±0.502 7	1.305 3±0.386 1	0.175 4±0.203 5	0.260 5±0.291 6	35	47.30
CS	1.756 8±0.432 0	1.576 1±0.393 0	0.316 8±0.200 7	0.457 2±0.280 1	56	75.68
HSQ	1.756 8±0.432 0	1.529 6±0.380 1	0.298 7±0.196 3	0.436 7±0.274 4	56	75.68
LY	1.513 5±0.503 2	1.355 5±0.404 8	0.198 8±0.216 6	0.290 1±0.307 2	38	51.35
ZZ	1.473 0±0.502 7	1.297 6±0.385 1	0.169 3±0.206 5	0.250 6±0.293 9	35	47.30
XS	1.405 4±0.494 3	1.268 8±0.362 6	0.156 0±0.200 0	0.230 4±0.289 5	30	40.54
SY	1.270 3±0.447 1	1.195 2±0.343 3	0.110 4±0.187 9	0.161 0±0.270 7	20	27.03
种群均值	1.541 2	1.379 4	0.212 9	0.310 9	40	54.18
样本总体	1.932 4±0.252 7	1.639 6±0.311 3	0.363 0±0.147 7	0.532 0±0.194 9	69	93.24

进一步分析稻水象甲种群的遗传分化系数及基因流系数,结果表明,各地理种群之间的遗传分化度为 0.414 3,小于种群内的遗传分化度(0.585 7);种群间的基因流(N_m)为 0.706 8,说明种群之间存在着一定的基因交流现象,但交流程度不高。

基于稻水象甲种群间 Nei's 遗传一致度数据,利用 NTSYS 软件对稻水象甲各地理种群构建 UPGMA 聚类树,结果显示,21 个地理种群可聚为两大分支(图 1)。4 个省外地理种群全部聚在第 2 分支。在第 1 分支,宁乡种群(NX)和长沙种群(CS)亲

缘关系最近,优先聚在一起。同属长沙市地域范围内的 4 个地理种群中,望城种群(WC)、NX、CS 属于第 1 分支,而浏阳种群(LY)却在第 2 分支中,并与河北唐山种群(TS)优先聚在一起。将 NTSYS 软件计算的地理种群间遗传距离矩阵和 Google Maps Distance Calculator 软件计算的地理距离矩阵作相关分析,Mantel test 结果(图 2)显示,湖南省各地理种群之间的遗传距离与地理距离之间不具有相关性($r=0.030 9$, $P=0.617 1$),即湖南省稻水象甲地理种群的遗传分化不符合地理隔离的模式。

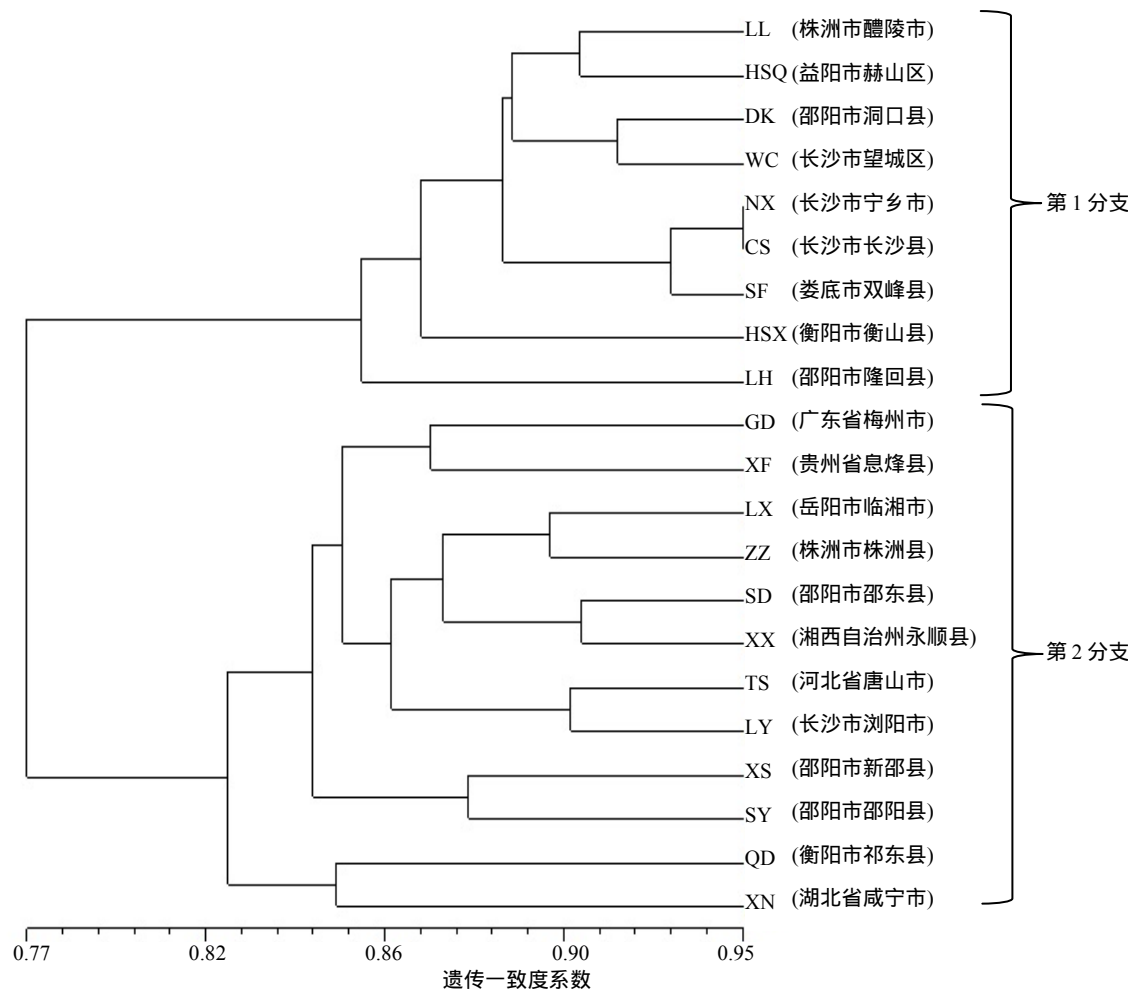


图1 基于稻水象甲种群间Nei's遗传一致度的UPGMA聚类树

Fig. 1 UPGMA clustering tree based on Nei's genetic identity among populations of *Lissorhoptrus oryzophilus*

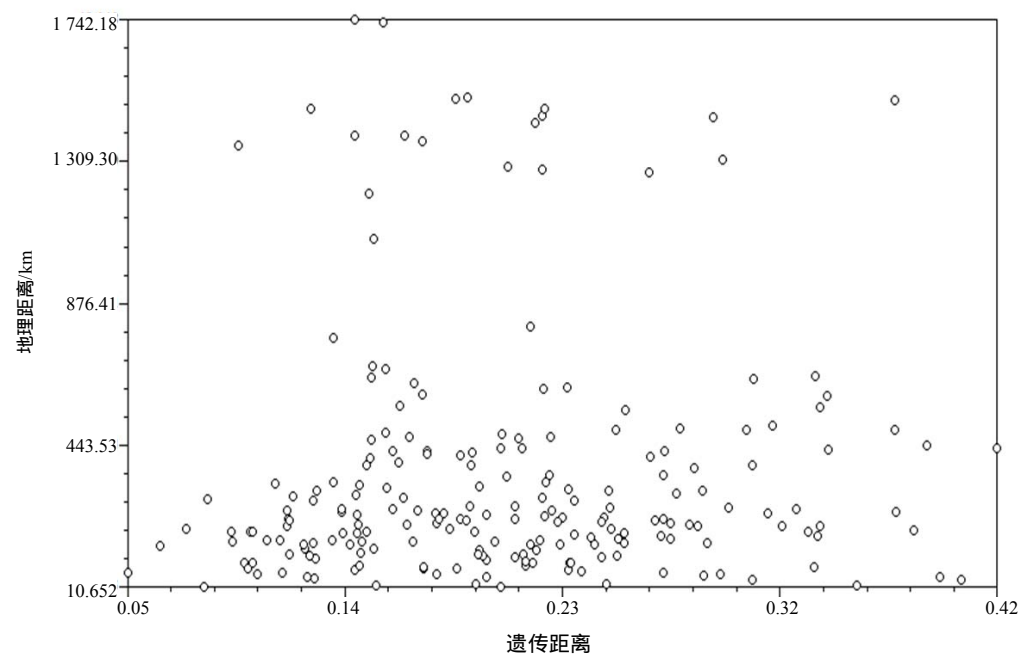


图2 稻水象甲遗传距离和地理距离之间的相关性检验

Fig. 2 Correlation test between genetic distance and geographical distance of *Lissorhoptrus oryzophilus*

3 结论与讨论

对湖南省稻水象甲 17 个地理种群进行了 ISSR 分子标记、线粒体 *CO* 基因、ITS2 序列的差异分析,发现线粒体 *CO* 基因和 ITS2 序列对省内地理种群遗传多样性研究并不适用;而基于 ISSR 分子标记的综合分析表明,种群间有 41.43% 的遗传变异,即种群间遗传分化小于种群内的遗传分化;湖南省各地理种群的遗传距离与地理距离之间不存在相关性,地理种群的遗传分化不符合地理隔离模式。

生物入侵种群一般由入侵种少数个体发展而来,因此入侵种群具有明显的“奠基者”效应,与原生地种群相比,遗传多样性会降低。稻水象甲自 1959 年于美国加利福尼亚州北部第一次被发现以孤雌生殖为繁殖方式,以后在短短 10 年时间扩散至该州各水稻产区^[12]。在日本,稻水象甲从首次检出到全国发生,成为水稻主要害虫也仅历时 10 年^[13]。虽然美国地理种群与中、日、韩 3 国的地理种群 *CO* 基因序列存在一定差异^[5],但本研究中,湖南省地理种群,其 *CO* 基因序列之间却没有差异;同样的,ITS 序列之间也无差异。究其原因可能与该虫孤雌生殖生物学特性有关,加之稻水象甲在湖南定殖时间尚短,其 *CO* 基因和 ITS 序列还未产生遗传分化,其结果表现为湖南各地理种群间的 *CO* 基因和 ITS 序列遗传距离为 0。在研究同样具有孤雌生殖特性的烟蚜(*Myzus persicae*)种群的遗传分化时,赵冲^[14]发现所有样本 *CO* 和 *COII* 的遗传距离为 0;因此,在对具有孤雌生殖特性的稻水象甲进行遗传多样性分析时,常用的 *CO* 和 ITS 序列可能对较小地域范围的种群并不适宜。建议选择基于全基因组水平分析的分子标记,如微卫星(SSR),ISSR、AFLP、RAPD 等,将更有利于解析各地理种群之间的亲缘关系。

关注昆虫生态地理学,对于入侵危险性害虫的控制具有重要意义^[15-16]。本研究所用 21 个稻水象甲地理种群的 UPGMA 聚类分为 2 大支,而选用的 4 个省外地理种群都聚在第 2 个分支,初步推测第 1 分支内的稻水象甲种群可能源自于其他省份种群的入侵。另外,衡阳市、长沙市、株洲市、邵阳市等 4 个具有多个县域采样点的地级市,其不同县域种群分别在 2 个分支中。基于湖南省各地理种群的遗传分化不符合地理隔离模式,推测稻水象甲入侵

至湖南省后再扩散到目前 8 个市州的方式或途径比较复杂。

黄志农等^[17]认为,2002 年湘江涨水是导致稻水象甲扩散至下游稻区的重要原因。本研究中湖南省稻水象甲地理种群的 UPGMA 聚类显示,隆回县(LH)种群和邵阳县(SY)种群的遗传距离较远,但实际上两县相邻,且隆回县和邵阳县分别位于湖南省第二大河即资江的上下游;醴陵市和株洲县地理种群也表现出同样的现象,醴陵县和株洲县分别位于渌水(湘江支流)的上下游,但其遗传距离却相对较远,推测自然条件下的水流运输并不是稻水象甲在湖南省内扩散的主要因素。

稻水象甲在中国的扩散主要分为 2 个阶段:1988—1996 年,为零星扩散阶段,稻水象甲分布集中在环渤海湾及东南沿海地区,首次入侵发现地大多出现在港口城市;2001 年至今,为快速扩散阶段,稻水象甲逐步从沿海地区向内陆省份扩散。稻水象甲的首次发现地大多位于铁路或公路附近田地,这可能促进了稻水象甲的快速传播^[18]。湖南省稻水象甲的首次发生地点株洲市是重要的铁路枢纽城市,其具体发生地点为货运列车停靠点周围的稻田,证实了稻水象甲是随货运列车货物中的稻草铺垫物带入湖南省^[17]。孟维亮等^[19]认为,稻水象甲只能短距离飞行,其基因交流主要通过地域之间的种群扩散来实现。对 2014 年宁夏新传入稻水象甲的调查显示,稻水象甲入侵区域内的扩散与稻田的灌渠及排水系统没有确定的关系,稻水象甲的长距离扩散也主要是借助交通工具携带的稻谷或稻草及其制品传播;田间不均匀分布显示稻水象甲的飞翔能力不是区域内扩散的主要原因^[20]。本研究发现,湖南省地理距离较远的县市种群的遗传距离却很近,如株洲县种群和临湘市种群优先聚为一支,邵东县种群与永顺县种群优先聚为一支。株洲县与临湘市同属南北向京广铁路运输线停靠的重要城镇,邵东县与永顺县虽被湖南省最大的雪峰山脉所隔离,但同属于西部省份至湖南省的东西向铁路运输线停靠的重要城镇,因此,结合水流运输不是湖南省稻水象甲扩散的主要因素,再结合稻水象甲短距离飞行的生物学特性,推测长距离人为活动尤其是铁路运输传带是稻水象甲在湖南省不同县市之间、不同市州之间快速扩散的重要原因。因此,在稻水

象甲扩散过程中,人类活动如贸易、交通等对其扩散有比较大的辅助作用。在湖南省水稻全程机械化生产迅猛发展,以及当前高铁极大地释放和提升原有铁路货物运输能力的背景下,对从疫区运出的货物特别是稻米、稻草和其他稻水象甲寄主植物要加强检疫措施,避免将其传入还未发现疫情的地区,遏制稻水象甲在湖南省更广域的扩散。

参考文献:

- [1] GRIGARICK A A . General problems with rice invertebrate pests and their control in the United States[J] . Protection Ecology , 1984 , 7(2/3) : 105–114 .
- [2] HESLER ,LOUIS S ,MICHAEL J ,et al .Numbers of rice water weevil larvae (Coleoptera : Curculionidae) and rice plant growth in relation to adult infestation levels and broadleaf herbicide applications[J] . J Agric Urban Entomol , 2000 , 17(2) : 99–108 .
- [3] 全国农业技术推广服务中心 .中国稻水象甲[M] .北京 : 农业出版社 , 1988 .
- [4] 朱赞江 . 湖南省双峰县稻区稻水象甲发生为害调查及防控对策[D] . 南宁 : 广西大学 , 2014 .
- [5] 焦文娟 . 稻水象甲及常见田间昆虫体内 Wolbachia 的检测与序列分析[D] . 南昌 : 江西农业大学 , 2013 .
- [6] 柳青 , 李燕 , 王德海 , 等 . 基于 ISSR 分子标记技术的稻水象甲遗传多样性研究[J] . 环境昆虫学报 , 2016 , 38 (1) : 102–112 .
- [7] 王小武 , 付开赞 , 丁新华 , 等 . 基于 RAPD 标记的新疆荒漠稻区稻水象甲遗传多样性分析[J] . 新疆农业科学 , 2016 , 53(11) : 2069–2076 .
- [8] 张文俊 . 稻水象甲 *Lissorhoptrus oryzophilus* Kuschel 种群数量扩张机制的研究[D] . 杭州 : 浙江大学 , 2007 .
- [9] 李晴 , 梁玉勇 , 厉建蕾 , 等 . 基于 *CO I* 基因的二化螟种群遗传多样性检测方法[J] . 应用昆虫学报 , 2014 , 51(5) : 1237–1245 .
- [10] 张琰 . 基于 ISSR 分子标记的角倍蚜种群遗传多态性 [D] . 太原 : 山西大学 , 2006 .
- [11] 张国强 . ISSR 分子标记揭示黑斑侧褶蛙中国种群的遗传结构和遗传多样性[D] . 南京 : 南京师范大学 , 2005 .
- [12] GRIGARICK A A . Study of the rice water weevil , past , present , and future in the United States with emphasis on California[C]// HIRAI K . Establishment , Spread , and Management at the Rice Water Weevil and Migratory Rice Insect Pests in East Asia . Tsukuba : NARC , 1993 : 12–31 .
- [13] TANAKA A . Ecology of the RWW , *Lissorhoptrus oryzophilus* Kuschel , in Kyushu and Okinawa , Japan[C]// HIRAI K . Establishment , Spread , and Management at the Rice Water Weevil and Migratory Rice Insect Pests in East Asia . Tsukuba : NARC , 1993 : 191–213 .
- [14] 赵冲 . 我国烟蚜种群分化的研究[D] . 北京 : 中国农业科学院 , 2014 .
- [15] 张润杰 , 何新风 . 昆虫生态地理学与入侵危险性害虫控制[J] . 生态科学 , 1997 , 16(1) : 83–87 .
- [16] 张林艳 , 叶万辉 , 江洪 . 利用反应–扩散模型预测生物入侵[J] . 生态环境学报 , 2009 , 18(4) : 1565–1572 .
- [17] 黄志农 , 刘勇 , 张玲 , 等 . 湖南稻水象甲疫情防控初报[J] . 湖南农业科学 , 2006(2) : 62–63 .
- [18] 齐国君 , 高燕 , 黄德超 , 等 . 基于 MAXENT 的稻水象甲在中国的入侵扩散动态及适生性分析[J] . 植物保护学报 , 2012 , 39(2) : 129–136 .
- [19] 孟维亮 , 于飞 , 敖芹 , 等 . 稻水象甲的入侵特征与适应性分析[J] . 耕作与栽培 , 2011(2) : 19–20 .
- [20] 赵晓明 , 张增福 , 陆占军 , 等 . 稻水象甲传播扩散调查与实例分析[J] . 宁夏农林科技 , 2017 , 58(1) : 41–43 .

责任编辑: 罗慧敏

英文编辑: 罗 维