285.
18 Diego-Garcia E., Batista C. V. F., Garcia-Gomez B. I., Lucas S., Candido D. M., *et al*., *Toxicon*., 2005, **45**(3): 273~283.
19 McNall R. J., Adang M. J. *Insect Biochem. Mol. Biol*., 2003, **33**(10): 999~1 010.
20 赵瑞君, 李国锦, 尹镭, 殷国荣, 乔中东. 山西农业科学, 1996, **24**(2): 54~57.
21 Huang Z., Shi P., Dai J., Du J. *Pestic. Biochem. Physiol*., 2004, **80**(2): 85~93.
22 Sharma R., Komatsu S. *Insect Biochem. Mol. Biol*., 2004, **34**(5): 425~432.
23 钟伯雄, 遗传学报, 1999, **26**(4): 627~633.
24 颜新培, 钟伯雄, 徐孟奎, 梁建设, 沈飞英. 昆虫学报, 2005, **48**(2): 295~300.
25 钟伯雄, 陈金娥, 颜新培, 徐孟奎, 梁建设. 昆虫学报, 2005, **48**(4): 637~642.
26 徐豫松, 徐俊良, 川崎秀树. 蚕业科学, 2000, **26**(4): 239~243.
27 颜新培, 钟伯雄, 徐孟奎, 郭定国, 姚国华. 蚕业科学, 2003, **29**(4): 344~348.
28 沈飞英, 钟伯雄, 楼程富, 苏松坤, 徐海圣, 等. 蚕业科学, 2006, **32**(1): 1 052~1 058.
29 Malarkey T. *Mut. Research*, 2003, **544**(2~3): 217~221.
30 Tetaud E., Lecuix I., Sheldrake T., Baltz T., Fairlamb A. H. *Mol. Biochem. Parasitol*. 2002, **120**(2): 195~204.
31 刘加彬, 潘国庆, 周泽扬, 夏庆友. 蚕学通讯, 2002, **22**(2): 8~11.
32 钟伯雄, 颜海燕, 沈飞英, 李建科, 周丽. 蚕业科学, 2003, **29**(4): 427~432.
33 Adams M. D., Celniker S. E., Holt R. A., Evans C. A., Gocayne J. D., *et al*., *Science*, 2000, **287**(5 461): 2 185~2 195.
34 Ericsson C., Petho Z., Mehlin H. *Electrophoresis*, 1997, **18**(3~4): 484~490.
35 Vierstraete E., Cerstiaens A., Baggerman G., Van den Bergh G., De Loof A., *et al*. *Biochem. Biophys. Res. Commun*., 2003, **304**(4): 831~838.
36 Sofia M. G., Rui V., Kenneth T., Rosário M. D., Ferrer C., *et al*. *Biochem. Biophys. Res. Commun*., 2003, **312**(3): 545~554.
37 钟伯雄. 遗传学报, 2001, **28**(3): 217~224.
38 Verleyen P., Huybrechts J., Baggerman G., Lommel A. V., Loof A. D., *et al*. *Biochem. Biophys. Res. Commun*., 2004, **320**(2): 334~341.
39 Jung H., Kim Y. H., Kim S. *Biochem. Biophys. Res Commun*., 2005, **331**(1): 100~106.
40 李凯, 叶恭银, 胡萃. 昆虫学报, 2005, **48**(4): 576~581.

橘小实蝇复合体分类学研究进展*

陈　鹏[1,2**]　叶　辉[1***]

(1. 云南大学生命科学学院生物系　昆明　650091; 2. 云南省林业科学院　昆明　650204)

Advances in taxonomy of *Bactrocera dorsalis* complex. CHEN Peng[1,2**], YE Hui[1***] (1. *Department of Biology, Yunnan University, College of Life Sciences*, Kunming 650091, China; 2. *Yunnan Academy of Forestry*, Kunming 650204, China)

Abstract The *Bactrocera dorsalis* complex of tropical fruit flies (Diptera: Tephritidae: Dacinae), a group of insect pests of fruits and crops, contains 75 described species, largely endemic to regions of Asia, Australia and the Pacific. The taxonomic studies of *B. dorsalis* complex by morphological and genetic characters are reviewed. It is helpful to apply the molecular approach to taxonomic and phylogenetic analysis for the complex. And the outlook of phylogenetics and behavioral study of the complex will be focused in the future.

Key words *Bactrocera dorsalis*, complex, taxonomy

* "973"国家重点基础研究发展计划(2003CB415100)及国家自然科学基金资助项目(30260023)。
** E-mail: chenpengkunming@yahoo.com.cn.
***通讯作者, E-mail: yehui@ynu.edu.cn
收稿日期: 2005-12-28, 修回日期: 2006-02-27
?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.n

摘 要 橘小实蝇复合体 *Bactrocera dorsalis* complex 是以橘小实蝇命名的实蝇类群，已知 75 种，广泛分布于亚洲、澳洲及环太平洋周边地区。文章概述基于形态学和遗传学特征基础上的橘小实蝇复合体的分类鉴定及系统发育研究进展，介绍近年来分子生物学技术在橘小实蝇复合体分类及系统发育研究中的应用情况，展望系统发育和行为学研究是橘小实蝇复合体未来研究的重点领域。

关键词 橘小实蝇，复合体，分类学

复合体(complex)，也称复合种团，它是由生物学、行为学，以及生态学上有明显差异，生殖上彼此隔离，但形态上极为相似的一类近缘种组成的集合[1,2]。复合体客观存，过去没有得到足够重视。20 世纪 30 ~40 年代复合种因其在农业和公共卫生事业上的极端重要性才开始被重新认识，如早先所确定的所谓的五斑按蚊 *Anopheles maculipennis* Meign 实际上是 6 个姐妹种的复合体，这一发现使得疟疾防治得到长足进展[2]。

人们对橘小实蝇复合体 *Bactrocera dorsalis* complex 的认识也经历了类似曲折过程。橘小实蝇于 1911 年首次记录于我国台湾省，现广泛分布于旧大陆的亚洲热带、亚热带和暖温带地区以及澳大利亚和南太平洋地区，少数种类还分布于南部非洲和夏威夷群岛，其地理分布从赤道到北纬 35°，东经 60°到 150°的广大区域内[3]。橘小实蝇寄主范围广，繁殖力高，适应能力强，危害性大，世界各国对它的分类鉴定、检疫诊断及防除技术等方面的研究十分重视，被列入世界许多国家的重要的检疫性害虫名单[3~6]。过去很长一段时期，基于形态特征的分类鉴定和研究，橘小实蝇复合体内的不同姐妹种常被混淆为同一虫种，均被定名为橘小实蝇 *Bactrocera dorsalis* (Hendel)，随着分类研究手段的不断发展，对橘小实蝇的认识不断深入，橘小实蝇复合体分类问题才逐渐清晰起来[1,3,7]。

1 橘小实蝇复合体研究的历史沿革

1969 年 Hardy 在进行橘小实蝇及相关种的分类鉴定及其分布情况研究时指出，橘小实蝇与其它 16 个果实蝇种类在形态上属于近缘种，这些类群在形态上很难分辨，但彼此之间的生物学特性及各自寄主范围存在很大差别，提出过去被定为橘小实蝇的一些实蝇其实是由很多近缘种组成的复合体[7]。随后，橘小实蝇近缘种被陆续描述或定名，但是由于这类近缘种的分类标准没有统一，有些近缘种甚至出现了重复命名，使橘小实蝇复合体种类的分类仍较混乱。随着昆虫分类学家对橘小实蝇分类工作的深入，借助生态学、蛋白质的特异性、细胞学、以及分子生态学的方法，橘小实蝇复合体的分类学研究有了很大的发展，1981 年 Drew 和 Hardy 对澳大利亚北部的橘小实蝇姐妹种之一的达尔文果实蝇 *Bactraera opiliae* Drew *et* Hardy 正式发表了相关描述[8]；1989 年 Drew 描述了澳大利亚及大洋洲地区除橘小实蝇外的瘦腹窄条果实蝇 *B. abdolonginqua*，杜英果实蝇 *B. cacuminata*，茄果实蝇 *B. dapsiles*，褐足果实蝇 *B. diallagma*，海棠果实蝇 *B. endiandrae*，瓦乌果实蝇 *B. mimulus*，黑边果实蝇 *B. nigrescens*，和达尔文果实蝇 *B. opiliae* 等 8 种橘小实蝇姐妹种，另外还把从哈根果实蝇 *B. aemula* 复合种中划分出的 8 个种重新归入了橘小实蝇复合体[1]，至此，澳大利亚及大洋洲地区已定名的橘小实蝇复合体达 17 个种[9]。

1992 年，White 等对亚洲地区橘小实蝇姐妹种中的 4 个重要的新种进行了区分，暂定名为 *Bactraera* sp. A，*B.* sp. B，*B.* sp. C，*B.* sp. D[10]；1994 年，Drew 等在对大量标本进行形态学分析的基础上，借助扫描电子显微镜、雌性荷尔蒙化学分析、组织内同工酶电泳技术，并参照了相关寄主谱信息，对这 4 个种进行了详尽描述，分别命名为：杨桃果实蝇 *B. carambolae*、番木瓜果实蝇 *B. papayae*、菲律宾果实蝇 *B. philippinensis*、康迪果实蝇 *B. kandiensis*，同时还矫正了其它 8 个种类，描述了 40 个新种，至此，提出亚洲地区橘小实蝇是由 52 个的姐妹种组

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

成的复合体,其中具有经济重要性的共 8 个种类,分别是:橘小实蝇、杨桃果实蝇、胡桃果实蝇 *B. caryeae*、康迪果实蝇、芒果实蝇 *B. occipitalis*、番木瓜果实蝇、菲律宾果实蝇、沙梨果实蝇 *B. pyrifoliae*[1]。在随后的 10 年间,又有 6 种来自斯里兰卡和 1 种来自印度的实蝇被描述和定名纳入了橘小实蝇复合体[11,12]。截止目前,全世界已知的橘小实蝇复合体种类已达 75 种,从这些复合体对引诱剂的引诱效果看,其中的 35 种趋向于诱蝇酮(cue lure),26 种趋向于甲基丁香酚(methyl eugenol 简称 Me),余下的 14 种对上述 2 种诱剂无明显的趋性[3]。

2　橘小实蝇复合体的分类鉴定

2.1　建立在形态特征基础上的橘小实蝇复合体分类研究

橘小实蝇复合体的分类鉴定,最早是依据成虫的形态学特征来进行的。由于橘小实蝇姐妹种的形态特征十分相似,根据成虫的翅、足、胸和腹板等特征对其进行区分十分困难,雌(雄)成虫生殖器的形态特征较为稳定,故多用其作为最终鉴定的重要特征之一[3,13,14]。日本的 Iwahashi 在菲律宾 Guimaras 岛上采集了大量的菲律宾果实蝇和芒果实蝇标本,测量了它们的阳茎长度后发现,所有芒果实蝇雄虫的阳茎长度均小于 2.81 mm,而所有菲律宾果实蝇的阳茎长度均大于 2.89 mm[15]。Iwahashi 在对 1979~1998 年日本所截获的 7 种橘小实蝇复合体进行分类研究发现,来源于同地区的菲律宾果实蝇和芒果实蝇,或番木瓜果实蝇和杨桃实蝇可以通过比较成虫的阳茎(或产卵管)长度进行区分,而仅通过这一特征,很难区分来源于同地域的橘小实蝇和康迪果实蝇,或橘小实蝇和胡桃果实蝇[14]。Iwahashi 对新加坡分布于同地区的杨桃果实蝇和番木瓜果实蝇的阳茎进行了研究,发现阳茎长度结合翅前缘带的宽度是区分这 2 个姐妹种较为可靠的特征,番木瓜果实蝇雄成虫的阳茎较长,且属于第 1 或第 2 种类型的翅(翅前缘带狭窄),而杨桃实蝇的阳茎较短,且属于第 3 或第 4 种类型的翅(翅前缘带宽)[16]。Iwahashi 在泰国 7 个地点收集了 340 头橘小实蝇复合体和杨桃果实蝇复合体雄虫标本,比较了这些实蝇标本的阳茎长度和翅前缘带后,将它们分为 5 个种,其中,阳茎较长并且翅前缘带连续者为橘小实蝇,而阳茎较短且翅前缘带不连续者是番石榴果实蝇 *B. correcta*,而其余 3 种均不同于 CABIKEY (computer aided biological identification key)[13] 中的任何种类[17]。在马来半岛,橘小实蝇与杨桃果实蝇和番木瓜果实蝇在分布区上部分重叠,基于阳茎长度和体型大小对它们的系统发育关系进行分析后发现,三者的体型大小无显著差异,而阳茎长度差异显著,提出较长的阳茎(番木瓜果实蝇)和较短的阳茎(杨桃果实蝇)是由中间型的阳茎(橘小实蝇)进化而来;且三者雌虫的产卵管也发生了相应的进化,认为较长的产卵管(番木瓜果实蝇)和较短的产卵管(杨桃果实蝇)是由中间型的产卵管(橘小实蝇)进化而来[1]。产卵管较长的雌虫可以将卵产在果皮下较深处,从而降低了其后代被寄生性天敌寄生的机率,具有长产卵管的雌虫喜欢与长阳茎的雄虫交配以保证后代的优势,番木瓜果实蝇正是在这种长期的性选择中,进化为一种反寄生的机制。具有较短产卵管的雌虫由于产卵时间短,不易被捕食者,如黄蜂或壁虎捕食,在性选择中,短产卵管的雌虫喜欢与短阳茎的雄虫交配,杨桃果实蝇具有较短的产卵管,而且其腹部背面橘黄色和黑色的带型类似于黄蜂,被认为是对黄蜂斑纹的拟态,都说明杨桃果实蝇已进化为一种反捕食的机制[16]。

泰国的 Adsavakulchai 等将 10 种橘小实蝇复合体(橘小实蝇、槟榔果实蝇 *B. arecae*、杨桃果实蝇、*B. payena*、三叶实蝇 *B. propinqua*、沙梨果实蝇、假烟叶树果实蝇 *B. verbascifoliae*,3 个未定种 Species E, Species K, Species P)以及南亚果实蝇 *B. tau* 共 11 个果实蝇种的 424 个翅样本进行了测量,并通过计算机处理,进行数值分类研究,分类准确率达到了 89.6%[18]。White 等和 Lawson 等分别采集橘小实蝇复合体成虫的形态特征录入计算机,应用计算机软件分析,

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.n

对一些保存完好的种类进行鉴别,效果比较满意[13,19]。另外,表皮碳氢化合物分析方法也被用来区分马来西亚的2种橘小实蝇复合体[20]。

2.2 建立在遗传学基础上的橘小实蝇复合体分类研究

复合类群的一个共同特点是形态进化的停滞,导致亲缘关系相近的物种在形态上非常相近,但其遗传物质的差异已经超过同属不同物种间的差异[1,2]。虽然利用成虫外部形态特征开展橘小实蝇复合体分类鉴定取得了一些成果,但由于可供复合体内种类区分的形态特征很少,且有些特征属于非稳定遗传,容易受环境影响而发生变化[10]。因而,若不是经验丰富的鉴定专家,很难把握这些成虫形态特征上细微差异的标准,尤其是在标本不完整,或雌虫标本与雄虫不同时具备时,更加难以鉴定[21]。利用遗传学方法进行橘小实蝇复合体分类鉴便成了上世纪80年代以来该领域研究的热点,鉴定技术包括同工酶、染色体组型,以及DNA探针技术等[1,8,22~24]。

2.2.1 基于染色体的分类鉴定:染色体分类鉴定是将染色体的形态,如染色体的大小,染色体着丝点的位置等作为种类划分的依据[25,26]。泰国的Baimai通过性染色体和常染色体上异染色质数量和分布的差异描述了橘小实蝇复合体中11个种类有丝分裂中期的核型,并提出可以此作为这11个种的鉴定依据[27,28]。我国的梁广勤等通过对橘小实蝇3龄幼虫脑细胞染色体组型的研究,提出了基于橘小实蝇幼虫的鉴定方法[29];梁广勤等对包括橘小实蝇在内的若干实蝇幼虫的染色体组型进行分析,并结合形态学等特征,可较好地将这些实蝇幼虫区分出来[30]。

2.2.2 基于同工酶技术的分类鉴定:Stewart运用同工酶电泳技术对实蝇科绕实蝇属*Rhagoletis*5个近缘种实蝇的幼虫、蛹、成虫进行了电泳分析,为实蝇近缘种的鉴定研究奠定了基础,从中提出的方法和技术在其它实蝇分类中得到了借鉴[31]。Drew等利用染色体组型分析技术和同工酶电泳技术成功地鉴别了2种橘小实蝇复合体(*B. dorsalis* 和*B. opiliae*)的幼虫[8]。Drew等通过同工酶电泳技术,结合形态分类学方法,对亚洲橘小实蝇复合体中的4个重要的新种进行了区分,另外还矫正了其它8个种类,描述了40个新种[1]。我国的梁广勤等应用同工酶技术对橘小实蝇、芒果实蝇、番石榴果实蝇、南亚果实蝇以及瓜实蝇*B. cucurbitae*的幼虫成功的进行分类鉴定,为外部形态难以区分的几个实蝇种的幼虫提供了较好的鉴定方法[30]。

然而,不管是染色体组型分析还是同工酶电泳技术,它们在实蝇的日常检测鉴定中对样品数量和质量的要求都较高。同时有证据表明,同工酶的研究结果低估了昆虫种群的变异量,仅能检测到30%的变异,而且酶易受环境条件的影响,对于同种昆虫不同的发育阶段的样品,以及在不同环境条件下的同种昆虫样品,其分析结果差异较大[1,24]。

2.2.3 基于分子标记的分类鉴定:分子遗传标记技术包括DNA序列分析、限制性片段长度多态性分析(RFLPs)、扩增片断长度多态分析(AFLP)、微卫星DNA(Microstatellite DNA)、分子杂交技术、随机扩增DNA多态性分析(RAPD)等[32]。分子生物学技术的应用使昆虫分类鉴定不受样品多少、完整性、以及样品虫态的限制,鉴定方法更加快速、准确,能够有效地克服上述各种分类方法的缺点[3,32]。近20年来利用DNA标记进行橘小实蝇的系统分类、进化以及分子鉴定等方面的研究受到了广泛的关注[24,33]。

20世纪90年代初,Han等人对包括橘小实蝇在内的26个果实蝇种个体的18S核糖体RNA的部分序列进行了分析,研究了橘小实蝇与其近缘种的系统关系[34]。在此基础上,Han又分析了实蝇科包括橘小实蝇在内的34个种类的16S线粒体DNA的部分序列,对实蝇种间系统关系的探讨更为深入[35]。在夏威夷,Haymer等提出了可以应用DNA探针来区分当地的各虫态的实蝇种类,如橘小实蝇、地中海实蝇*Ceratitiss capitata*和瓜实蝇等[36]。Han先后

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

用12SmtDNA，COⅡ基因等遗传标记分析了橘小实蝇与其它实蝇种之间的系统发育关系[37]。朱振华等首次对果实蝇属的橘小实蝇、瓜实蝇、南亚果实蝇、番石榴果实蝇、宽带果实蝇 *B. scutellata*、印度果实蝇 *B. scutellaris* 等6种实蝇的mtDNA *Cytb* 基因进行了测序分析，提出可以将Cytb 基因序列作为鉴别这6 种实蝇的分子标记[38,39]。

针对橘小实蝇复合体之间复杂的关系，Muraji 等对19 种橘小实蝇复合体的16S、12SmtDNA 的序列进行了测定，从遗传结构上探讨他们之间的关系，该研究为橘小实蝇近缘种的分类标准提供了新的思路[40]。Nakahara 等用PCR-RFLP 技术对橘小实蝇菲律宾种群和台湾种群的mtDNA 进行了检测和分析后发现，2 个种群没有共享单倍型[41]。Muraji 用同样的方法分析了橘小实蝇、杨桃果实蝇、康迪果实蝇、芒果实蝇、番木瓜果实蝇、菲律宾果实蝇等6 个近缘种的区别和种间关系[21]。Naeole 和Haymer 用EPIC—PCR 方法检测和分析了橘小实蝇、番木瓜果实蝇、杨桃果实蝇、辣椒果实蝇 *B. latifrons*、昆士兰果实蝇 *B. tryoni* 内含子序列的多态性[42]。吴佳教等应用PCR-RFLP 技术，对我国口岸截获频率较高的9 种检疫性实蝇开展了快速鉴定方法的研究，其结果对各种虫态（卵、幼虫、蛹）和不同性别的成虫均适用[43]。我国深圳检验检疫局通过筛选分子标记基因，应用SYBR Green 实时荧光PCR 技术，测定了橘小实蝇、杨桃果实蝇、番木瓜果实蝇、菲律宾果实蝇、辣椒果实蝇、芒果实蝇、番石榴果实蝇、南亚果实蝇和瓜实蝇等25 种检疫性实蝇mtDNA COⅠ基因序列28 条，并设计、筛选出能特异区分地中海实蝇、橘小实蝇、杨桃果实蝇、番木瓜果实蝇、菲律宾果实蝇、辣椒果实蝇、芒果实蝇、番石榴果实蝇、南亚果实蝇和瓜实蝇等10 种实蝇的引物13 对，使口岸截获实蝇的快速检疫鉴定成为可能[44]。He 等人1997 年运用PCR 和EPIC（exon-primed intron-crossing）技术对夏威夷和泰国的橘小实蝇种群个体的肌动蛋白基因内含子序列进行了检测，以此甄别两地地理种群[45]。施伟等对云南省橘小实蝇5 个地理种群线粒体COⅠ基因部分序列进行了测定，分析认为5 个地理种群间已存有一定程度的遗传分化，提出造成5 个种群这种遗传分化的因素主要与地理隔离有关[46,47]。Dai 等人开发了6 个橘小实蝇微卫星位点，并对来自台湾6 个地方的橘小实蝇种群进行了分析，发现所有种群均呈现连锁平衡现象，指出这些微卫星位点对橘小实蝇种群结构和基因漂流的研究起到重要的作用[48]。

3　研究展望

复合体是获得了隔离机制但还没有发生较大形态差异的生物类群，近年来从原生动物直到哺乳动物没有哪一类动物没有发现复合种[1~3]。过去橘小实蝇复合体的分类地位没有统一的定论，直到1994 年，Drew 等应用形态学、细胞学、以及现代生物学技术证实了过去被认定的橘小实蝇实际是由若干的姐妹种组成的复合体，随着现代生物学技术被广泛应用于橘小实蝇复合体的分类鉴定研究中，许多橘小实蝇复合体得以重新订正[1]。由于橘小实蝇复合体中的许多姐妹种之间可以进行异种交配和繁殖，而且橘小实蝇复合体中不同种类的成员之间，以及和其它复合体成员之间（如橘小实蝇和番石榴果实蝇）相互杂交的现象时有发生，从而在其后代中产生基因渗入，如杨桃果实蝇和番木瓜果实蝇，因而必需使用具更很高分辨率的分子标记才能精准的对该类橘小实蝇姐妹种进行分类鉴定[49~53]。

比较不同的橘小实蝇复合体分类研究方法，其所获得的信息和结果不尽相同。由于不同的方法所采用的分类依据不同，依据某一种方法对橘小实蝇复合体进行分类鉴定的结果往往有差异，这提示我们在研究橘小实蝇复合体时需要慎重。由于有关橘小实蝇复合体种间在遗传学的细微差异的标准还未被明确的揭示，而且争议较多，以至于这种遗传学上的差异是基于种内的还是种间的，仍是橘小实蝇复合体分类学上需要解决的问题，因此，一些被认定的

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.n

橘小实蝇复合种的分类地位仍然存在争议[54~57]。

在研究橘小实蝇复合体的进化历史时，由于这些复合体类群无法依靠化石进行区分，迄今学者很少涉足于橘小实蝇复合体系统发育关系及进化历史的研究，仅有少数橘小实蝇复合体重要种类，如：橘小实蝇、番木瓜果实蝇、芒果实蝇等，被纳入了更高级的分类阶元，进行了一些基于核酸序列分析的分子系统发育研究[34, 35 53, 54]。根据现有的有关果实属系统发育方面的研究结果，橘小实蝇姐妹种的分化是已知的物种姐妹种中进化速率较快速的一个代表，橘小实蝇复合体大约在过去的 100 万年间即在果实蝇属中出现分化，而复合体中姐妹种的分化时间更短，大约出现在距今 87 000 年前[54]。造成橘小实蝇复合体的种间分化可能与橘小实蝇寄主种类广泛，以及橘小实蝇经常性的改变寄主有关；出现这种情况也与热带地区生态系统的多样性，群落的快速演替，以及易变而多样化的地质变迁有关[58 59]。为了对橘小实蝇复合体类群形成全面而系统的了解，有必要将橘小实蝇复合体的主要形态分类特征和信息量丰富的基因序列进行综合分析，建立相对客观、全面的橘小实蝇复合体系统发育体系，对橘小实蝇复合体的一些同物异名或误定的种类进行订正。

行为学的差异，也是物种形成的必要条件之一。有关橘小实蝇复合体行为学方面的研究，目前仅限于橘小实蝇和杜英果实蝇，研究表明，橘小实蝇雄成虫有明显的领域性，雄虫在日落黄昏前约 1 h，聚集在寄主植物的叶面上，每头雄虫各占领几片树叶作为它们交配的领地[60]。在领地雄虫强烈振动双翅，以发出可以听见的嗡嗡声和信息素来吸引雌虫[61]。当它们一旦发现 1 头雌虫进入其领地便立即停止振翅，迅速跳到雌虫体上，雌虫随即交尾或逃走[60]。这种交尾行为可断断续续地持续一夜，到第 2 天早晨日出时才彼此分离[61]。当橘小实蝇雄成虫取食了天然的 Me 或类似化合物的诱剂后，能发出更频繁的求偶信号（振动双翅）来引诱雌虫，从而大大提高其交配成功率[62~66]。化学分析表明，直肠腺体（假定的雄性信息素储存库）中存在 Me 的代谢产物，很有可能参与了雄性信息素的合成，认为，提高振翅信号和信息素的吸引力是取食 Me 后橘小实蝇雄成虫交配成功率增加的生物生理学基础[66~69]。而 Me 对杜英果实蝇的交配行为没有明显的效力，这说明，Me 等植物源化合物在橘小实蝇复合体间的行为及生理生化效应各不相同[70, 71]。由于橘小实复合体的进化时间较短，而且彼此之间具有很高的遗传相似性，因此橘小实蝇复合体可作为研究物种形成、性信息素、以及繁殖材料的获取和利用等领域的理想模式生物材料[3, 51]。进行这些研究的同时，不仅有利于加深对橘小实蝇复合体类群的生态学、进化生物学的理解，而且有助于应用得到的研究成果，通过对这类害虫交配等行为的干扰，最终达到害虫可持续控制的目的。

参 考 文 献

1 Drew R. A. I., Hancock D. L. *Bull. Entomol. Ses.*, 1994, **84**(Suppl.)(2): 1~68.
2 Paterson H. E. H. The Recognition Concept of Species. In: Vrba E. S.(ed.), Species and Speciation Pretoria: Transvaal Mus. 1985. 21~29.
3 Clarke A. R., Armstrong K. F., Carmichael A. E., Milne R. J., Raghu S., *et al*. *Annu. Rev. Entomol.*, 2005, **50**: 293~319.
4 黄素青，韩日畴. 昆虫知识，2005, **42**(5): 479~484.
5 谢琦，张润杰. 生态科学，2005, **24**(1): 52~56.
6 施伟，叶辉. 昆虫知识，2005, **42**(4): 460~462.
7 Hardy D. E. *Proc. Hawaii. Entomol. Soc.* 1969, **20**: 395~428.
8 Drew R. A. I., Hardy D. E. *Aust. Entomol. Soc.*, 1981, **20**(1): 131~137.
9 Drew R. A. I. *Memo. Quœnsl. Mus.*, 1989, **26**: 1~521.
10 White I. M., Elson-Harris M. M. Fruit Flies of Economic Significance: Their Identification and Bionomics. Wallingford: CAB Intern. 1992. 187~192.
11 Drew R. A. I., Raghu S. *Raffles Bull. Zool.*, 2002, **50**(2): 327~352.
12 Tsuruta K., White I. M. *Entomol. Sci.*, 2001, **4**(1): 69~87.
13 White I. M., Hancock D. L. Comp. Aided Biol. Identif. Key (CABIKEY): Indo~Australasian Dacini fruit flies. CD-ROM. London: CAB Int./Int. Inst. Entomol., 1997.
14 Iwaizumi R. *Appl. Entomol. Zool.*, 2004, **39**(2): 327~333.
15 Iwahashi O. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1999, **92**(2): 182~

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

187.
16 Iwahashi O. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1999, **92**(5): 639~643.
17 Iwahashi O. *Appl. Entomol. Zool.*, 2001, **36**(3): 289~297.
18 Adsavakulchai S., Baimai V., Prachyabrued W., Grote J. P., Lertlum S. http://epress.com/w3jbio/vol3/Adsavakulchai/index.html, On-line date: October 28, 1998.
19 Lawson A. E., McGuire D. J., Yeates D. K., Drew R., Clarke A. R. Dorsalis: An Interactive Identification Tool to Fruit Flies of the *Bactrocera Dorsalis* Complex. CD-ROM Publication, Griffith Univ., Brisbane, Aust., 2003.
20 Goh S. H., Ooi K. E., Chuah C. H., Yong H. S., Khoo S. G., *et al*. S. H. *Biochem. Syst. Ecol.*, 1993, **21**(2): 215~226.
21 Muraji M., Nakahara S. *Appl. Entomol. Zool.*, 2002, **37**(3): 437~446.
22 Berlocher S. H. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1980, **73**(2): 131~137.
23 David H. L., Ibrahim K. M., Hewitt G. M. *Heredity*, 1998, **80**(5): 633~641.
24 孙晓, 李志红, 康芬芬, 国伟, 陈洪俊, 等. 植物检疫, 2005, **19**(5): 300~304.
25 张青文编著. 昆虫遗传学. 北京: 科学出版社, 2000. 12.
26 Grewal J. S., Kapoor V. C. *Ann. Biol.*, 1986, **2**: 58~66.
27 Baimai V., Phinchongsakuldit J., Tigvattananont S. *Cytologia*, 1999, **64**(3): 371~377
28 Baimai V., Sumrandee C., Tigvattananont S., Trinachartvanit W. *Cytologia*, 2000, **65**(4): 409~417.
29 梁广勤, 梁帆. 动植物检疫, 1994, 23~24.
30 梁广勤, 杨国海, 梁帆, 林双, 徐伟, 邹焕文, 等. 植物检疫, 1994, **8**(1): 4~9.
31 Stewart H. B. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1980, **73**(2): 131~137.
32 李志红, 龚鹏. 植物检疫, 2002, **16**(3): 165~166.
33 Armstrong K. F., Ball S. L. *Philosoph. Transac.: Biol. Sci.*, 2005, **360**(14 62): 1 813~1 823.
34 Han, H Y., Bruce A. M. *Biochem. Syst. Ecol.*, 1994, **22**(4): 447~457.
35 Han H. Y., Bruce A. M. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 1997, **7**(1): 17~32.
36 Haymer D. S., Tanaka T., Teramae C. *J. Econ. Entomol.*, 1994, **87**(6), 741~746.
37 Han H. Y. In: Aluja M., Norrbom A. L., (eds.), Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. Chapter 11. Boca Raton, London, New York, Washington, D. C.: CRC Press, 1999. 253~297.
38 朱振华, 叶 辉, 张智英. 昆虫学报, 2005, **48**(3): 386~390.
39 朱振华, 叶辉, 张智英. 应用生态学报, 2005, **16**(10): 1 889~1 892.
40 Muraji M, Nakahara S. *Insect Mol. Biol.*, 2001, **10**(6): 549~559.
41 Nakahara S., Kato H., Kaneda M., Sugimoto T., Muraji M. *Res. Bull. Plant Prot. Serv. Jpn.*, 2001, **37**(1): 69~73.
42 Naeole C. K. M., Haymer D. S. *Mol. Ecol. Notes*, 2003, **3**(4): 662~665.
43 吴佳教, 胡学难, 赵菊鹏, 梁帆, 梁广勤. 植物检疫, 2005, **19**(1): 2~6.
44 Yu D. J., Chen Z. L., Zhang R. J., Yin W. Y. *The Raffles Bull. Zool.*, 2005, **53**(1): 73~78.
45 He M., Haymer D. S. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1997, **90**(6): 825~831.
46 施伟, 叶辉. 昆虫学报, 2004, **47**(3): 384~388.
47 Shi W., Kerdelhue C., Ye H. *Environ. Entomol.*, 2005, **34**(4): 977~983.
48 Dai S. M., Lin C. C., Chang C. *Mol. Ecol. Notes*, 2004, **4**(4): 629~631.
49 Yong H. S. *Bull. Entomol. Res.* 1995, **85**(3): 431~435.
50 梁广勤. 动植物检疫, 1994, **1**: 52~54.
51 Smith P. T., Kambhampati S., Armstrong K. A. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2003, **26**(1): 8~17.
52 Iwaizumi R., Kaneda M., Iwahashi O. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1997, **90**(5): 664~666.
53 Nakahara S., Kato H., Kaneda M., Sugimoto T., Muraji M. *Res. Bull. Plant Prot. Serv. Jpn.* 2002, **38**(1): 73~80.
54 Jamnongluk W., Baimai V., Kittayapong P. *Genome*, 2003, **46**(1): 112~118.
55 Smith P. T., Kambhampati S., Armstrong K. A. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2003, **26**(1): 8~17.
56 Aluja M., Norrbom A. L. (eds.), Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. Boca Raton, FL: CRC Press, 2000.
57 McInnis D. O., Rendon P., Jang E., van Sauers-Muller A., Sugayama R., Malavasi A. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1999, **92**(5): 758~765.
58 Drew R. A. I, Prokopy R. J, Romig M. C. *Entomol. Exp. Appl.*, 2003, **107**(7): 39~45.
59 Novotny V., Clarke A. R., Drew R. A. I., Balagawi S., Clifford B. *J. Trop. Ecol.*, 2005, **21**(1): 67~77.
60 Shelly T. E., Kaneshiro K. Y. *J. Insect Behav.*, 1991, **4**(2): 235~241.
61 Fletcher B. S. *Annu. Rev. Entomol.*, 1987, **32**(11): 115~144.
62 Tan K. H., Nishida R. *Entomol. Exp. Appl.*, 1998, **89**(2): 155~158.
63 Hee A. K. W., Tan K. H. *J. Chem. Ecol.*, 1998, **24**(6): 753~764.
64 Shelly T. E., Dewire A. M. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1994, **87**: 375~382.
65 Shelly T. E., Resilva S., Reyes M., Bignayan H. *Fla. Entomol.*, 1996, **79**(3): 481~488.
66 Shelly T. E. *Ecol. Entomol.*, 2000, **25**(1): 109~114.
67 Nishida R., Shelly T. E., Kaneshiro K. *J. Chem. Ecol.*, 1997, **23**(10): 2 275~2 285.
68 Nishida R., Tan K. H., Serit M., Lajis N. H., Sykari A. M., Takahashi S., Fukami H. *Experientia*, 1988, **44**(7): 534~536.
69 Shelly T. E. *Fla. Entomol.*, 2001, **84**(4): 634~640.
70 Raghu S., Clarke A. R. *Entomol. Exp. Appl.*, 2003, **108**(1): 53~58.
71 Raghu S., Clarke A. R. *Physiol. Entomol.*, 2003, **28**(3): 175~184.

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n