

基于 CO I 基因的新入侵害虫番茄潜叶蛾遗传多样性分析*

马琳^{1,2**} 李晓维² 郭文超³ 王树明⁴ 王田珍⁴ 吕要斌^{1,2***}

(1. 南京农业大学植物保护学院, 南京 210095; 2. 浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所, 杭州 310021;

3. 新疆农业科学院微生物应用研究所, 乌鲁木齐 830091; 4. 云南省玉溪市植保植检站, 玉溪 653100)

摘要 【目的】番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* 是对番茄具有毁灭性危害的世界性入侵害虫, 近年来已入侵我国的新疆和云南地区。为明确我国番茄潜叶蛾 2 个种群的遗传多样性及与世界其它种群的遗传关系, 本研究开展了基于线粒体 CO I 基因的番茄潜叶蛾遗传多样性和系统发育分析研究。【方法】应用线粒体 CO I 基因作为分子标记, 对我国番茄潜叶蛾的 2 个种群及世界各地种群的遗传多样性进行分析, 并构建番茄潜叶蛾种群的系统发育树。【结果】新疆和云南的番茄潜叶蛾地理种群共 55 条 CO I 序列完全一致, 不同种群间和种群内没有任何变异, 为同一个单倍型。世界范围内番茄潜叶蛾种群遗传多样性指数很低, 仅存在 4 个单倍型。单倍型 H1 广泛分布, 单倍型 H2 和 H3 仅在肯尼亚分布, 单倍型 H4 仅在秘鲁分布。系统发育分析表明, 世界范围内 18 个国家和地区的番茄潜叶蛾种群聚为一支, 没有产生与地区相关的分化。【结论】本研究明确了番茄潜叶蛾具有高度遗传同质性, 我国的两个种群不存在遗传变异, 对制定防控策略具有指导意义。

关键词 入侵害虫; 番茄潜叶蛾; CO I 基因; 遗传多样性

Genetic diversity of newly established, invasive *Tuta absoluta* populations in China based on mitochondrial CO I gene variation

MA Lin^{1,2**} LI Xiao-Wei² GUO Wen-Chao³ WANG Shu-Ming⁴
WANG Tian-Zhen⁴ LÜ Yao-Bin^{1,2***}

(1. College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China; 3. Institute of Microbial Application, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091, China; 4. Yuxi Plant Protection and Quarantine Station, Yuxi 653100, China)

Abstract 【Objectives】The tomato leaf miner, *Tuta absoluta*, is an invasive global pest that causes severe damage to tomato crops. Recently recorded in Xinjiang and Yunnan, this species poses a significant threat to tomato production in China. The objectives of this study were to investigate the genetic diversity and phylogenetic relationships of the two geographic populations of *T. absoluta* in China, and their relationships with other populations. 【Methods】The genetic diversity and phylogenetic relationships of the Xinjiang and Yunnan *T. absoluta* populations, and those of populations of this pest in different countries and regions, were analyzed based on mitochondrial CO I gene variation. 【Results】The results show that a total of 55 CO I sequences from the Xinjiang and Yunnan populations were identical, with no genetic variation within, or between, populations. The genetic diversity of *T. absoluta* from different countries and regions was also extremely low, with only 4 haplotypes identified. Haplotype 1 was widely distributed and shared by all locations. Haplotypes 2 and 3 were only found in Kenya and haplotype 4 was only found in Peru. Phylogenetic analysis showed no evidence of geographical differentiation among populations. 【Conclusion】These results confirm the global genetic homogeneity of *T. absoluta*. The

*资助项目 Supported projects: 浙江省尖兵领雁攻关计划 (2022C04029); 新疆农业科学院科技创新重点培育专项 (xjkcpy-002)

**第一作者 First author, E-mail: 296471883@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: luybcn@163.com

收稿日期 Received: 2020-12-17; 接受日期 Accepted: 2021-06-23

lack of genetic variation between the Xinjiang and Yunnan populations is useful information for management.

Key words invasive species; *Tuta absoluta*; CO I gene; genetic diversity

番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta* (Meyrick), 又名番茄潜麦蛾、番茄麦蛾, 隶属于鳞翅目 Lepidoptera 麦蛾科 Gelechiidae, 是番茄等茄科作物上毁灭性的害虫 (图 1) (Desneux *et al.*, 2010; Biondi *et al.*, 2018)。该虫可为害番茄、马铃薯、茄子、甜椒、烟草等茄科的经济作物 (Vargas, 1970; Mallea *et al.*, 1972; Campos, 1976; Cisneros and Mujica, 1999), 幼虫是主要为害虫态, 幼虫孵化后潜入叶片或果实, 严重发生时可造成 80%-100% 的损失 (Desneux *et al.*, 2010)。

番茄潜叶蛾原产于南美洲的秘鲁, 20 世纪中叶开始在南美洲扩散, 成为南美洲番茄上重要的害虫 (Guedes and Picanço, 2012; Biondi *et al.*, 2018)。2006 年该虫首次在西班牙发现 (Urbaneja *et al.*, 2007), 之后在地中海沿岸番茄产区迅速蔓延 (Desneux *et al.*, 2010, 2011)。目前番茄

潜叶蛾已在南美洲、欧洲、非洲和亚洲的 90 多个国家和地区有报道, 成为番茄上重要的世界性毁灭害虫 (沈晓青等, 2019)。近年来, 番茄潜叶蛾在我国西北和西南边境接壤的多个国家如俄罗斯、哈萨克斯坦、吉尔吉斯斯坦、塔吉克斯坦、印度、尼泊尔等有分布 (Izhevsky, 2011; Campos *et al.*, 2017; Sankarganesh *et al.*, 2017; Uulu *et al.*, 2017; Zharmukhamedova and Shlyakhtich, 2017; Saidov *et al.*, 2018), 并在我国新疆和云南地区发生危害 (李栋等, 2019; 李晓维等, 2019; 张桂芬等, 2019, 2020), 对我国的番茄产业具有重大威胁。

入侵害虫的成功入侵与多种生物学和非生物学因子密切相关, 明确这些因子的作用是了解入侵生物的生物特性有效防治的基础 (Prentis *et al.*, 2008)。研究入侵害虫不同种群间的遗

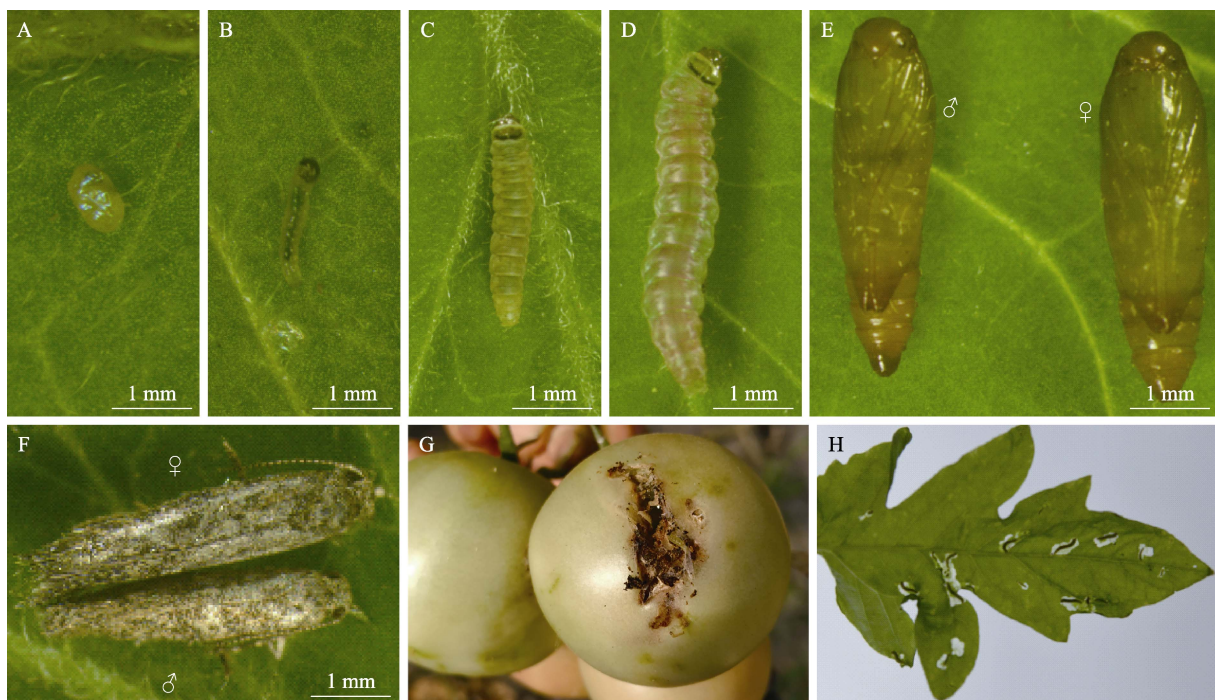


图 1 番茄潜叶蛾各虫态形态特征及危害状

Fig. 1 Photographs of *Tuta absoluta* in different stages and damage symptoms

A. 卵; B. 初孵幼虫; C. 3 龄幼虫; D. 4 龄幼虫; E. 蛹; F. 成虫; G. 果实危害状; H. 叶片危害状。

A. Egg; B. Newly hatched larva; C. 3rd instar larva; D. 4th instar larva; E. Pupae; F. Adults;

G. Damage symptom on fruit; H. Damage symptom on leaf.

传变异和系统发育关系是明确入侵影响因子的前提 (Facon *et al.*, 2006; Liebhold and Tobin, 2008)。明确入侵生物的种群遗传特征有助于了解其在新入侵地的适应能力和快速进化过程 (Ann *et al.*, 2001), 同时对进一步明确扩张趋势、阻断入侵途径、制定防治策略具有重要的指导意义 (Myers *et al.*, 1998; Liebhold and Tobin, 2008)。

番茄潜叶蛾是新入侵我国的外来入侵害虫, 目前仅在新疆和云南有报道。新疆和云南地理距离遥远, 气候条件差异巨大。因此, 明确两地种群的遗传特性, 并综合考虑两地的气候差异, 有利于进一步制定合理的防控策略。本研究应用线粒体 CO I 基因作为分子标记, 对入侵我国的 2 个地理种群的遗传多样性进行了分析, 同时构建了我国 2 个种群与世界各地番茄潜叶蛾种群的系统发育关系, 以期探索该害虫与世界其他种

群的遗传关系、制定防治策略提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 标本采集和 DNA 提取

番茄潜叶蛾幼虫标本分别采自云南玉溪和新疆伊犁的番茄上 (表 1)。将采集的幼虫标本浸泡于无水乙醇中, 置于 -20 °C 的条件下保存, 用于 DNA 提取。

提取样本 DNA 时, 将样本从无水乙醇中取出, 待酒精挥发后, 采用 Qiagen DNeasy Blood & Tissue Kit 试剂盒提取单头幼虫的全基因组 DNA (具体过程参照试剂盒说明书步骤进行操作)。提取的 DNA 通过微量紫外可见光度计 (Thermo NanoDropND-2000) 测定浓度, 合格样品保存于 -20 °C 冰箱中备用。

表 1 番茄潜叶蛾采集信息

Table 1 Sample collection information of *Tuta absoluta* used in this study

地区 Location	经度 Longitude	纬度 Latitude	样本数 Number of samples	采样时间 Collection time
云南玉溪 Yuxi, Yunnan	102°57'78"	24°34'16"	27	2018.12
新疆伊犁 Yili, Xinjiang	81°12'11"	43°49'40"	28	2018.7

1.2 PCR 扩增及测序

以提取的全基因组 DNA 为模板对番茄潜叶蛾的线粒体 CO I 基因片段进行 PCR 扩增, 扩增引物为鳞翅目昆虫 CO I 基因通用引物, 为 LepF: 5'-ATTCAACCAATCATAAAGATATTGG-3'; LepR: 5'-TAAACTTCTGGATGTCCAAAAAATCA-3' (Hebert *et al.*, 2004)。PCR 扩增反应总体系为 25 μ L: 12.5 μ L Taq PCR Master Mix (BBI Life Sciences), 上下游引物 (10 μ mol/L) 各 1 μ L, DNA 模板 0.5 μ L, 灭菌双蒸水 10 μ L。PCR 反应程序: 94 °C 预变性 5 min; 94 °C 变性 30 s, 54 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 45 s, 30 个循环, 72 °C 延伸 5 min。PCR 产物于 1% 琼脂糖凝胶电泳检测, 成功扩增的 PCR 产物送至生工生物工程 (上海) 股份有限公司进行双向测序。

1.3 序列处理与数据分析

测序所得的序列应用 DNA Star 5.0 软件中

的 SeqMan 模块进行校对和拼接, 删除序列两端峰图质量不好的序列, 拼接删除后片段长度为 671 bp。所得序列在 NCBI 网站上与已报道的番茄潜叶蛾 CO I 基因序列进行 BLAST 比对, 确认扩增片段为目标基因。通过 MEGA 6.06 软件的 Clustal W 进行多重序列比对, 并分析序列的碱基组成、变异位点及各核苷酸含量所占的百分比。

1.4 世界番茄潜叶蛾种群的遗传多样性和系统发育分析

从 NCBI 网站上下载其他国家和地区已报道的番茄潜叶蛾 CO I 序列, 选择与本研究 CO I 序列有重叠的序列 (表 2), 在 MEGA6.06 软件中进行 Clustal W 多重序列比对分析。应用 DnaSP 5.10 分析世界范围内各国和各地区番茄潜叶蛾种群 CO I 序列的多态性位点数量 (S)、突变总数 (η)、单倍型数 (H)、单倍型多样性 (H_d)、核苷酸多样性 (P_i) 和平均核苷酸差异数 (K)。

以麦蛾科的仿苔麦蛾 *Bryotropha similis* 为外群, 将不同国家和地区的单倍型采用 MEGA6.06 软件基于邻接法 (Neighbor-Joining, NJ) 构建系统发育树。

2 结果与分析

2.1 云南和新疆番茄潜叶蛾种群的遗传多样性分析

以云南和新疆的番茄潜叶蛾两个地理种群共 55 头幼虫的 DNA 为模板, 进行线粒体 CO I 基因片段的 PCR 扩增, 双向测序后经拼接、删除两端低质量测序结果后, 均得到 671 bp 长度的 CO I 基因片段。经 NCBI 网站上 BLAST 比

对, 所有序列与已报道的番茄潜叶蛾 CO I 基因序列具有极高的相似度, 确定均为目标片段。

分析比较 55 条序列发现, 两个地理种群共 55 条序列完全一致, 不同种群间和种群内没有任何变异, 同为一个单倍型 (GenBank 登录号: MT919642)。在碱基组成上, CO I 基因碱基 A 占比 40.4%, T 占比 28.0%, G 占比 16.1%, C 占比 15.5%, A+T 占比 68.4%, G+C 占比 31.6%, 表现出显著的 A/T 碱基偏向性。

2.2 世界范围内番茄潜叶蛾种群的遗传多样性

从 GenBank 下载包括南美洲、欧洲、非洲和亚洲 17 个国家和地区的 419 条 CO I 序列 (表 2)。上述序列与本研究 55 条序列一起共

表 2 不同国家和地区的番茄潜叶蛾的 CO I 基因序列
Table 2 CO I sequences of *Tuta absoluta* from different countries and regions

洲 Continent	国家和地区 Country and region	GenBank 登录号 GenBank accession number	下载序列个数 Number of download sequences
亚洲 Asia	印度 India	KY619681-KY619687	18
		KY619673-KY619676	
		MH940244	
		MK000732	
		KP793741-KP793742	
	尼泊尔 Nepal	KP814055-KP814057	4
		KY619677-KY619680	
		KT452897	
南美洲 South America	阿曼 Oman		1
	秘鲁 Peru	KX443108-KX443111	9
		KU565531-KU565531	
欧洲 Europe	巴西 Brazil	MG596129-MG596228	100
	波斯尼亚和黑塞哥维那 Bosnia and Herzegovina	KC852871	1
	蒙特内格罗 Montenegro	KC852872	1
非洲 Africa	埃及 Egypt	KY129655-KY129659	5
	刚果 Congo	MG693216-MG693223	8
	贝宁 Benin	MH882429-MH882452	24
	坦桑尼亚 Tanzania	KU565496-KU565520	35
		KU565656-KU565660	
		KU565686-KU565690	
	乌干达 Uganda	KU565651-KU565655	5
	肯尼亚 Kenya	KU565521-KU565530	182
		KU565536-KU565650	
		KU565661-KU565720	
		KP324752-KP324753	
	突尼斯 Tunisia	JQ749676-JQ749690	15
	尼日利亚 Nigeria	MK189155-MK189162	8
	南非 South Africa	KY212128	1
	多哥 Toga	MN759250	1

计 474 条序列。遗传多样性分析发现,世界范围内的番茄潜叶蛾种群遗传多样性指数很低,多态性位点数量 (S) 为 5, 突变总数 (η) 为 5, 单倍型数 (H) 为 4, 单倍型多样性 (H_d) 为 0.017, 核苷酸多样性 (P_i) 为 0.000 05, 平均核苷酸差异数 (K) 为 0.025 (表 3)。单倍型 H1 为分布最广泛的单倍型, 除肯尼亚的两个个体 (KU565581、KP324753)、秘鲁两个个体 (KU565533、KU565535) 外, 中国新疆与云南的番茄潜叶蛾种群 CO I 基因片段与非洲的肯尼亚、埃及、刚果、贝宁、坦桑尼亚、乌干达、突尼斯、尼日利亚、南非和多哥, 欧洲的波斯尼亚和黑塞哥维那、蒙特内格罗, 南美洲的秘鲁和巴西, 亚洲的印度、尼泊尔和阿曼的番茄潜叶蛾种

群的 CO I 基因序列同源性 100%, 为同一个单倍型 H1。肯尼亚除单倍型 H1 外, 还存在两个单倍型 H2 (KU565581) 和 H3 (KP324753), 秘鲁除单倍型 H1 外, 还存在一个单倍型 H4 (KU565533、KU565535)。肯尼亚番茄潜叶蛾种群多态性位点数量 (S) 为 4, 突变总数 (η) 为 4, 单倍型数 (H) 为 3, 单倍型多样性 (H_d) 为 0.022, 核苷酸多样性 (P_i) 为 0.000 08, 平均核苷酸差异数 (K) 为 0.044。秘鲁番茄潜叶蛾种群多态性位点数量 (S) 为 1, 突变总数 (η) 为 1, 单倍型数 (H) 为 2, 单倍型多样性 (H_d) 为 0.389, 核苷酸多样性 (P_i) 为 0.000 72, 平均核苷酸差异数 (K) 为 0.389 (表 3)。其余国家和地区番茄潜叶蛾种群没有遗传变异 (表 3)。

表 3 世界范围内 18 个国家和地区的番茄潜叶蛾种群 CO I 基因的遗传多样性分析

Table 3 Genetic diversity of CO I gene of *Tuta absoluta* among 18 different countries and regions worldwide

洲 Continent	国家和地区 Country and region	S	η	H	单倍型 (个体数) Haplotype (number of individuals)	H_d	P_i	K
全世界 Worldwide		5	5	4	—	0.017	0.000 05	0.025
亚洲 Asia	中国 China	0	0	0	H1 (55)	0.000	0.000 00	0.000
	印度 India	0	0	0	H1 (18)	0.000	0.000 00	0.000
	尼泊尔 Nepal	0	0	0	H1 (4)	0.000	0.000 00	0.000
	阿曼 Oman	0	0	0	H1 (1)	0.000	0.000 00	0.000
南美洲 South America	秘鲁 Peru	1	1	2	H1 (7) H4 (2)	0.389	0.000 72	0.389
	巴西 Brazil	0	0	0	H1 (100)	0.000	0.000 00	0.000
欧洲 Europe	波斯尼亚和黑塞哥维那 Bosnia and Herzegovina	0	0	0	H1 (1)	0.000	0.000 00	0.000
	蒙特内格罗 Montenegro	0	0	0	H1 (1)	0.000	0.000 00	0.000
非洲 Africa	埃及 Egypt	0	0	0	H1 (5)	0.000	0.000 00	0.000
	刚果 Congo	0	0	0	H1 (8)	0.000	0.000 00	0.000
	贝宁 Benin	0	0	0	H1 (24)	0.000	0.000 00	0.000
	塔桑尼亚 Tanzania	0	0	0	H1 (35)	0.000	0.000 00	0.000
	乌干达 Uganda	0	0	0	H1 (5)	0.000	0.000 00	0.000
	肯尼亚 Kenya	4	4	3	H1 (180) H2 (1) H3 (1)	0.022	0.000 08	0.044
	突尼斯 Tunisia	0	0	0	H1 (15)			
	尼日利亚 Nigeria	0	0	0	H1 (8)	0.000	0.000 00	0.000
	南非 South Africa	0	0	0	H1 (1)	0.000	0.000 00	0.000
	多哥 Togo	0	0	0	H1 (1)	0.000	0.000 00	0.000

S : 多态性位点数量; η : 突变总数; H : 单倍型数; H_d : 单倍型多样性; P_i : 核苷酸多样性; K : 平均核苷酸差异数。
 S : Number of polymorphic sites; η : Total number of mutations; H : Number of haplotypes; H_d : Haplotype diversity; P_i : Nucleotide diversity; K : Average number of nucleotide differences.

2.3 世界范围内番茄潜叶蛾种群的系统发育分析

基于 CO I 基因序列的系统发育分析结果表

明, 包括中国在内的 18 个国家和地区的番茄潜叶蛾种群聚为一支, 没有产生与地区相关的分化 (图 2)。

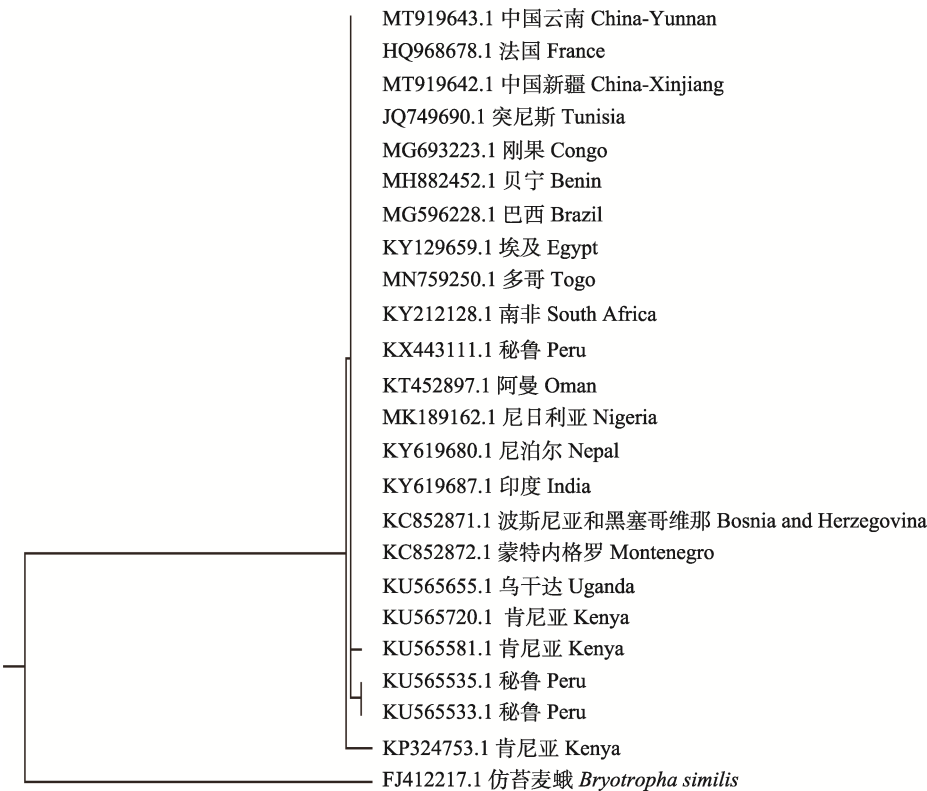


图 2 世界范围内番茄潜叶蛾线粒体 CO I 基因的系统发育树
Fig. 2 Phylogenetic tree of *Tuta absoluta* based on mitochondrial CO I gene

3 讨论

本研究基于线粒体 CO I 基因片段的遗传多样性分析发现, 入侵中国新疆和云南地区的番茄潜叶蛾种群没有任何遗传变异, 为一个单倍型。该结果与基于线粒体 CO I 基因的印度和尼泊尔种群(Shashank *et al.*, 2018)、巴西种群(Carvalho *et al.*, 2018)、尼日利亚种群(Bala *et al.*, 2019) 遗传多样性分析结果一致, 3 个地区的番茄潜叶蛾种群内同样没有变异, 为一个单倍型, 且与本研究报道的单倍型相同。通过对世界范围内的番茄潜叶蛾种群的 CO I 基因序列进行分析发现, 来自南美洲、欧洲、非洲和亚洲 18 个国家和地区的 474 条 CO I 基因序列的遗传多样性非常低, 仅有 4 个单倍型, 且单倍型 H1 为中国、印度、尼泊尔、阿曼、秘鲁、巴西、波斯尼亚和黑

塞哥维那、蒙特内格罗的唯一单倍型, 单倍型 H2、H3 出现在肯尼亚, 单倍型 H4 仅分布在秘鲁。

本研究报道的番茄潜叶蛾的高度遗传同质性与其他报道的结果相似。如基于等位酶多态性分析结果表明, 阿根廷的 4 个番茄潜叶蛾种群具有高度的遗传同质性(Flores *et al.*, 2003)。基于另一 CO I 基因片段和内转录间隔区基因(Internal transcribed spacers) ITS1 和 ITS2 基因的遗传多样性分析发现, 23 个地中海地区种群和 10 个南美洲种群的遗传变异同样非常低, 上述地区的番茄潜叶蛾为单一遗传型(Cifuentes *et al.*, 2011)。基于 CO I 基因的遗传多样性分析发现, 土耳其 8 个番茄潜叶蛾种群为单一单倍型(Yukselbaba and Gocmen, 2016)。基于 CO I 基因和 ITS 基因的遗传多样性分析发现, 巴西 10 个不同地区的番茄潜叶蛾种群完全一致, 均为一

个单倍型 (Carvalho *et al.*, 2018)。基于 CO I 基因的番茄潜叶蛾种群的遗传同质性同样在亚洲的印度和尼泊尔 (Shashank *et al.*, 2018) 和非洲的尼日利亚 (Bala *et al.*, 2019)。遗传同质性现象在新入侵昆虫中普遍存在, 如西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* (Yang *et al.*, 2012)、骚扰蚊 *Ochlerotatus caspius* (Porretta *et al.*, 2007)、阿根廷蚂蚁 *Linepithema humile* (Tsutsui and Case, 2001)、麦长管蚜 *Sitobion avenae* (Figuerola *et al.*, 2005)。一般来说, 遗传多样性丧失对种群是有害的, 但有利于入侵物种的成功入侵 (Tsutsui and Case, 2001; Figuerola *et al.*, 2005)。入侵种群的遗传多样性丧失可能是由于奠基者效应或频繁的瓶颈效应造成的 (Tsutsui *et al.*, 2000; Hawley *et al.*, 2006)。然而, 本研究中新疆和云南种群的遗传同质性不是由于奠基者效应引起的, 因为其与邻近国家的种群没有任何差异。因此, 虽然从地理距离上来看, 新疆种群可能来源于西北地区与新疆接壤的中亚国家, 云南种群可能来源于西南地区与云南接壤的东南亚国家, 但本研究的结果无法证明, 仍需基于其他分子标记 (微卫星位点、其他线粒体基因) 进行进一步分析。世界范围内番茄潜叶蛾种群的遗传多样性缺失可能是由选择压力造成的, 其在长期选择压力下形成了具有高适应性和传播能力的单一种群, 扩散至世界各地。

综上所述, 基于 CO I 基因的遗传多样性分析显示世界范围内的番茄潜叶蛾种群具有高度的遗传同质性。然而, 基于其他遗传标记的研究可能得到不同的结论。基于扩增片段长度多态 (Amplified fragment length polymorphism) 分析发现, 8 个巴西番茄潜叶蛾种群具有显著的遗传变异 (Bettaibi *et al.*, 2012)。基于微卫星位点分析发现, 南美洲不同地区的番茄潜叶蛾种群具有遗传分化, 但入侵其他地区的番茄潜叶蛾种群 (如欧洲、非洲、中东地区) 内的遗传变异仍然非常低 (Guillemaud *et al.*, 2015)。另外, 虽然 CO I 基因是应用最广泛的线粒体基因标记, 但在一些物种中, 其并不是检测遗传变异的最佳标记, 如在柑橘木虱 *Diaphorina citri* 中, 基于线粒

体 CO I 基因未检测到遗传差异, 但基于 *nad3* 和 *rrnL* 基因则发现明显的遗传变异 (Wu *et al.*, 2018)。因此, 基于其他的线粒体基因的番茄潜叶蛾种群的遗传分化研究可能得到不同的结论。因此基于多种遗传标记 (微卫星位点、其他线粒体基因等) 来对世界范围内番茄潜叶蛾种群的遗传多样性和遗传结构进行综合分析, 将有利于进一步明确番茄潜叶蛾的种群遗传多样性和传播途径。

参考文献 (References)

- Ann KS, Fred WA, Jodie SH, David ML, Jane M, Kimberly AW, Syndallas B, Robert JC, Joel EC, Norman CE, David EM, Pamela ON, Ingrid MP, John NT, Weller SG, 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1): 305–332.
- Bala I, Mukhtar M, Saka H, Abdullahi N, Ibrahim S, 2019. Determination of insecticide susceptibility of field populations of tomato leaf miner (*Tuta absoluta*) in northern Nigeria. *Agriculture (MDPI)*, 9(1): 7.
- Bettaibi A, Mezghani-Khemakhem M, Bouktila D, Makni H, Makni M, 2012. Genetic variability of the tomato leaf miner (*Tuta absoluta* Meyrick; Lepidoptera: Gelechiidae), in Tunisia, inferred from RAPD-PCR. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 72(2): 212–216.
- Biondi A, Guedes RNC, Wan FH, Desneux N, 2018. Ecology, worldwide spread, and management of the invasive South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*: Past, present, and future. *Annual Review of Entomology*, 63: 239–258.
- Campos MR, Biondi A, Adiga A, Guedes RNC, Desneux N, 2017. From the Western Palaearctic region to beyond: *Tuta absoluta* 10 years after invading Europe. *Journal of Pest Science*, 90(3): 787–796.
- Campos RG, 1976. Control químico del “minador de hojas y tallos de la papa” (*Scrobipalpus absoluta* Meyrick) en el valle del Cañete. *La Revista Peruana de Entomología*, 19: 102–106.
- Carvalho GA, Correa AS, Oliveria LO, Chediak M, Siqueira HAA, Guedes RNC, 2018. Wolbachia strains, and lack of genetic diversity and parthenogenesis in Brazilian populations of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Journal of Applied Entomology*, 142(9): 905–910.
- Cifuentes D, Chynoweth R, Bielza P, 2011. Genetic study of Mediterranean and South American populations of tomato leafminer *Tuta absoluta* (Povolny, 1994) (Lepidoptera: Gelechiidae) using

- ribosomal and mitochondrial markers. *Pest Management Science*, 67(9): 1155–1162.
- Cisneros F, Mujica N, 1999. The leafminer fly in potato plant reactions and natural enemies as natural mortality factors. Impact on a changing world. International Potato Center Program Report, 1997–1998, 129–140.
- Desneux N, Luna MG, Guillemaud T, Urbaneja A, 2011. The invasive South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*, continues to spread in Afro-Eurasia and beyond: The new threat to tomato world production. *Journal of Pest Science*, 84(4): 403–408.
- Desneux N, Wajnberg E, Wyckhuys KAG, Burgio G, Arpaia S, Narvaez-Vasquez CA, Gonzalez-Cabrera J, Catalan Ruescas D, Tabone E, Frandon J, Pizzol J, Poncet C, Cabello T, Urbaneja A, 2010. Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: Ecology, geographic expansion and prospects for biological control. *Journal of Pest Science*, 83(3): 197–215.
- Facon B, Genton BJ, Shykoff J, Jarne P, Estoup A, David P, 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(3): 130–135.
- Figueroa CC, Simon JC, Gallic JFL, Prunier-Leterme N, Briones LM, Dedryver CA, Niemeyer HM, 2005. Genetic structure and clonal diversity of an introduced pest in Chile, the cereal aphid *Sitobion avenae*. *Heredity*, 95(1): 24–33.
- Flores LV, Gilardón E, Gardenal CN, 2003. Genetic structure of populations of *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae). *BAG - Journal of Basic and Applied Genetics*, 15(2): 47–54.
- Guedes RNC, Picanço MC, 2012. The tomato borer *Tuta absoluta* in South America: Pest status, management and insecticide resistance. *Eppo Bulletin*, 42(2): 211–216.
- Guillemaud T, Blin A, Le Goff I, Desneux N, Reyes M, Tabone E, Tsagkarakou A, Nino L, Lombaert E, 2015. The tomato borer, *Tuta absoluta*, invading the Mediterranean Basin, originates from a single introduction from Central Chile. *Scientific Reports*, 5: 8371.
- Hawley DM, Hanley D, Dhondt AA, Lovette IJ, 2006. Molecular evidence for a founder effect in invasive house finch (*Carpodacus mexicanus*) populations experiencing an emergent disease epidemic. *Molecular Ecology*, 15(1): 263–275.
- Hebert PDN, Penton EH, Burns JM, Janzen DH, Hallwachs W, 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 14812–14817.
- Izhevsky SS, Akhatov AK, Sinyov SY, 2011. *Tuta absoluta* has been detected in Russia. *Zashchita i Karantin Rastenii*, (3): 40–44.
- Li D, Li XW, Ma L, Fu KY, Ding XH, Guo WC, Lv YB, 2019. Effects of temperature on the growth, development and reproduction of the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Acta Entomologica Sinica*, 62(12): 1416–1426. [李栋, 李晓维, 马琳, 付开赞, 丁新华, 郭文超, 吕要斌, 2019. 温度对番茄潜叶蛾生长发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 62(12): 1417–1426.]
- Li XW, Li D, Guo WC, Lu YB, 2019. Host-plant suitability of south America tomato pinworm, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) on four solanaceous plants. *Plant Quarantine*, 33(3): 1–5. [李晓维, 李栋, 郭文超, 吕要斌, 2019. 番茄潜叶蛾对 4 种茄科植物的适应性研究. 植物检疫, 33(3): 1–5.]
- Liebholt AM, Tobin PC, 2008. Population ecology of insect invasions and their management. *Annual Review of Entomology*, 53: 387–408.
- Mallea AR, Mácola GS, García JG, Bahamondes LA, Suárez JH, 1972. *Nicotiana tabacum* L. var. virginica, nuevo hospedero de *Scrobipalpula absoluta* (Meyrick) Povolny (Gelechiidae-Lepidoptera). *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias Universidad Nacional de Cuyo*, 18(2): 13–15.
- Myers JH, Savoie A, Randen EV, 1998. Eradication and pest management. *Annual Review of Entomology*, 43: 471–491.
- Porretta D, Canestrelli D, Bellini R, Celli G, Urbanelli S, 2007. Improving insect pest management through population genetic data: A case study of the mosquito *Ochlerotatus caspius* (Pallas). *Journal of Applied Ecology*, 44(3): 682–691.
- Prentis PJ, Wilson JR, Dormontt EE, Richardson DM, Lowe AJ, 2008. Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*, 13(6): 288–294.
- Saidov N, Ramasamy S, Mavlyanova R, Qurbonov Z, 2018. First report of invasive South American tomato leaf miner *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in Tajikistan. *Florida Entomologist*, 101(1): 147–149.
- Sankarganesh E, Firake DM, Sharma B, Verma VK, Behere GT, 2017. Invasion of the South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*, in northeastern India: A new challenge and biosecurity concerns. *Entomologia Generalis*, 36(4): 335–345.
- Shashank PR, Twinkle S, Chandrashekar K, Meshram NM, Suroshe SS, Bajracharya ASR, 2018. Genetic homogeneity in South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*: A new invasive pest to oriental region. *3 Biotech*, 8: 350.
- Tsutsui ND, Case TJ, 2001. Population genetics and colony structure of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in its native and introduced ranges. *Evolution*, 55(5): 976–985.
- Tsutsui ND, Suarez AV, Holway DA, Case TJ, 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(12): 7800–7805.

- States of America*, 97(11): 5948–5953.
- Urbaneja A, Vercher R, Navarro V, Garcia Mari F, Porcuna JL, 2007. La polilla del tomate, *Tuta absoluta*. *Phytoma España*, 194: 16–23.
- Uulu TE, Ulusoy MR, Calskan AF, 2017. First record of tomato leafminer *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae) in Kyrgyzstan. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 47(2): 285–287.
- Vargas HC, 1970. Observaciones sobre la biología y enemigos naturales de la polilla del tomate, *Gnorimoschema absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Idesia*, 1: 75–110.
- Wu FN, Jiang HY, Beattie GAC, Holford P, Chen JC, Wallis CM, Cen YJ, 2018. Population diversity of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae) in China based on whole mitochondrial genome sequences. *Pest Management Science*, 74(11): 2569–2577.
- Xian X, Zhang G, Liu W, Wan F, 2019. Risk assessment of the invasion of the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick) into China. *Journal of Plant Protection*, 46(1): 49–55. [洗晓青, 张桂芬, 刘万学, 万方浩, 2019. 世界性害虫番茄潜麦蛾入侵我国的风险分析. 植物保护学报, 46(1): 49–55.]
- Yang XM, Su JT, Xue XF, Li JB, Hong XY, Crandall KA, 2012. Invasion genetics of the western flower thrips in China: Evidence for genetic bottleneck, hybridization and bridgehead effect. *PLoS ONE*, 7(4): e34567.
- Yukselbaba U, Gocmen H, 2016. Determination of genetic variation of tomato leafminer [*Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae)] populations from west Mediterranean region of Turkey based on mitochondrial cytochrome oxidase I (mtCOI). *Mediterranean Agricultural Sciences*, 29(1): 5–7, 19.
- Zhang GF, Ma DY, Liu WX, Wang YS, Fu WJ, Wang J, Gao YH, Wan FH, 2019. The arrival of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), in China. *Journal of Biosafety*, 28(3): 200–203. [张桂芬, 马德英, 刘万学, 王玉生, 付文君, 王俊, 高有华, 万方浩, 2019. 中国新发现外来入侵害虫——南美番茄潜叶蛾 (鳞翅目: 麦蛾科). 生物安全学报, 28(3): 200–203.]
- Zhang GF, Zhang YB, Zhang J, Liu WX, Wang YS, Wan FH, Shu CL, Liu H, Zhao L, Li QH, Wang SM, Jiang JQ, 2020. Evaluation of indoor toxicity and field control effect of biopesticide *Bacillus thuringiensis* G033A on the South American tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick), a newly invaded alien insect pest in China. *Chinese Journal of Biological Control*, 36(3): 175–183. [张桂芬, 张毅波, 张杰, 刘万学, 王玉生, 万方浩, 束长龙, 刘慧, 赵林, 李庆红, 王树明, 蒋家强, 2020. 苏云金芽胞杆菌 G033A 对新发南美番茄潜叶蛾的室内毒力及田间防效. 中国生物防治学报, 36(3): 175–183.]
- Zharmukhamedova GA, Shlyakhtich VA, 2017. Tomato moth—a dangerous pest of the protected ground in Kazakhstan. *Zashchita i Karantin Rastenii*, (4): 36–38.