

doi: 10.3969/j.issn.1674-0858.2016.02.1

天敌瓢虫种群遗传学及其在生物防治中的应用

李浩森, 庞虹*

(中山大学生命科学学院, 有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510275)

摘要: 天敌瓢虫常在农业生产的生物防治中被广泛引进和使用。这种使用过程往往会导致天敌瓢虫在遗传水平的改变, 并最终影响到其生物防治的使用效果和本地生态多样性。对天敌瓢虫种群遗传学的研究, 有助于我们认识甚至预测这种遗传改变的规律和生态机制, 从而为生物防治计划的优化提供理论基础。本文介绍了种群遗传学的研究方法, 分析在生物防治中促进天敌瓢虫遗传改变的因素, 以及几种常见的天敌瓢虫种群演变情况, 并讨论种群遗传学在天敌瓢虫研究的未来方向。

关键词: 天敌瓢虫; 种群遗传学; 生物防治; 生物入侵; 进化

中图分类号: Q968.1; S476

文献标志码: A

文章编号: 1674-0858 (2016) 02-0221-07

Population genetics of predatory ladybirds and its applications in biological control

LI Hao-Sen, PANG Hong* (State Key Laboratory of Biocontrol, School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Predatory ladybirds are worldwide introduced for biological control uses. These processes can cause genetic changes of ladybird populations, which finally bring side effects to biological control and biodiversity. Study of population genetics of predatory ladybirds can help us to understand the patterns and ecological mechanism of such genetic changes, and thus provide theoretical basis for an optimized biological control program. In this review, we first provide an introduction of the methods used in population genetics. We then study the possible factors promoting the genetic changes of predatory ladybirds in biological control. Last, we conclude several common scenarios of population genetics in the studied ladybirds, and discuss the future direction of population genetics in the study of predatory ladybirds.

Key words: Predatory ladybirds; population genetics; biological control; biological invasion; evolution

由于对环境相对友好和对人类健康无害, 生物防治被认为是在有害生物管理中最有前景的方法之一。其中经典生物防治 (classical biological control), 即利用外来天敌的定殖来长期控制某一特定有害生物密度和强化生物防治 (augmentative biological control), 即定期释放大量繁殖的天敌来控制有害生物 (Patrick *et al.*, 2011), 是有害生物综合防治和有机农业不可或缺的一部分

(Eilenberg *et al.*, 2001)。天敌瓢虫是农业生态系统中种类最多的捕食性天敌类群之一 (Honek *et al.*, 2012)。在天敌瓢虫中, 常被用作经典生物防治的种类包括用于防治蚜虫的异色瓢虫 *Harmonia axyridis* (Koch, 2003)、防治粉蚧的孟氏隐唇瓢虫 *Cryptolaemus montrouzieri* (Kairo *et al.*, 2013) 和用于防治吹绵蚧的澳洲瓢虫 *Rodolia cardinalis* (Caltagirone and Doutt, 1989) 等等, 而

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (973) 项目 (2013CB127600); 国家自然科学基金 (31171899, 31572052)

作者简介: 李浩森, 男, 1988年生, 汉族, 广东广州人, 博士研究生, 研究方向为进化生物学, E-mail: hslj_njau@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: lshpang@mail.sysu.edu.cn

收稿日期 Received: 2016-03-02; 接收日期 Accepted: 2016-03-23

常被用作强化生物防治的有用于防治蚜虫的集栖长足瓢虫 *Hippodamia convergens* (Michaud, 2012) 等等。

目前有关生物防治的研究主要集中在如何提升其防治有害生物效果上,而很少关注其带来的负面影响。生物防治是把双刃剑,它的使用会伴随着多种已知或未知的风险 (Patrick *et al.*, 2011),其中之一就是引进天敌的入侵演变 (Simberloff *et al.*, 1996)。由于经典生物防治是以引进天敌种群定殖为目的,强化生物防治又使天敌种群经历多次引入,所以这种与生物入侵的生态过程相似的操作可能会导致引入天敌发生演化,表现出食性改变、扩散能力增强等对本地生态造成影响甚至破坏的特征 (Ehler, 1998; Fagan *et al.*, 2002; Roderick and Navajas, 2003; Guillemaud *et al.*, 2011; Roderick *et al.*, 2012)。例如原产南美的仙人掌蛾 *Cactoblastis cactorum* 和原产东亚的异色瓢虫均在引入地出现上述入侵演变的报道 (Koch, 2003; Zimmermann *et al.*, 2004; Brown *et al.*, 2011)。事实上,天敌瓢虫随着生物防治的使用而正在不断的扩大其在地球生态上的影响力 (Evans *et al.*, 2011)。

认识引入天敌的进化和种群遗传改变规律,能帮助我们优化经典生物防治在各阶段的策略 (Grevstad, 1999; Roderick and Navajas, 2003; Memmott *et al.*, 2005; Guillemaud *et al.*, 2011; Roderick *et al.*, 2012),例如前期的天敌种类选择 (Goolsby *et al.*, 2006)、定殖可能预测 (Hopper *et al.*, 1993) 和后期的生态风险评估 (Kajita *et al.*, 2012)。一般而言,种群在引进新环境的最初阶段往往会经历有效种群数量变小、遗传多样性下降和近交繁殖等,致使种群适应力下降 (Nei and Maruyama, 1975; Allendorf and Lundquist, 2003)。因此,遗传多样性低的引进天敌种群一般缺乏适应新环境的能力而难以定殖 (Messenger and van den Bosch, 1971; Messenger *et al.*, 1976),而成功定殖的种群,其遗传变异机制则相对复杂 (Allendorf and Lundquist, 2003)。由于生物防治的技术路线与生物入侵的生态过程相似性,生物入侵的遗传机制往往能帮助我们认识引进天敌如何进化和适应;反之,认识引进天敌成功定殖的生态与遗传因素有助于我们防止其进一步入侵演变 (Guillemaud *et al.*, 2011; Fauvergue *et al.*,

2012)。然而,天敌瓢虫种群遗传规律的研究却十分少 (Sloggett and Honek, 2012)。表 1 总结了近年发表的有关天敌瓢虫种群遗传结构的研究。其中对异色瓢虫的研究最为深入 (Lombaert *et al.*, 2010; 2011; 2014),很大程度是因为它在欧美已带来严重的生态后果而使它受到广泛关注。另外,在七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* (Kajita *et al.*, 2012)、孟氏隐唇瓢虫 (Li *et al.*, 2015)、集栖长足瓢虫 (Sethuraman *et al.*, 2015) 等应用较广泛的天敌瓢虫上也有一定的研究成果。

1 天敌瓢虫种群遗传学研究方法

1.1 遗传标记

目前在天敌瓢虫种群遗传学研究中常用的遗传标记包括线粒体 DNA (mitochondrial DNA, mtDNA) 和微卫星 (microsatellite)。线粒体 DNA 由于其母系遗传、高突变速率、近中性进化、有相对稳定的分子钟和可用于单倍型分型等特点,而常被用于揭示包括种群遗传变异等较近期的进化历史 (Avise *et al.*, 1987; Ballard and Whitlock, 2004; Bazin *et al.*, 2006; Zink and Barrowclough, 2008)。线粒体 DNA 作为遗传标记的缺点是无杂合度方面信息。并且近期的研究表明线粒体 DNA 的进化并不一定中性,即在特定的选择环境下偏离分子钟 (Dowling *et al.*, 2008; Galtier *et al.*, 2009),所以将之视为中性标记会导致对种群遗传规律认识的偏差。另外对线粒体假基因扩增的问题也使线粒体 DNA 标记的使用受到质疑 (Song *et al.*, 2008)。

相比线粒体 DNA,微卫星标记因为数量多、多态性高、进化中性和共显性等优点而往往能够提供更丰富和可靠的种群遗传变异信息 (Markert *et al.*, 2001; Elmer *et al.*, 2009)。但同时其开发难度较大的缺点一直制约微卫星标记在种群遗传学研究中的应用,尤其在研究对象是遗传背景不明确的非模式生物的情况下。微卫星作为遗传标记的缺点还有无效等位基因干扰,以及进化模型复杂而难以转化为种群分化的时间尺度 (Selkoe and Toonen, 2006)。另外,尽管微卫星通常被认为属于中性的标记,但也有研究认为部分微卫星有重要的生物学作用,因此其进化也不一定纯粹中性 (Meeus *et al.*, 2004)。

表 1 近年关于天敌瓢虫种群遗传学的研究记录

Table 1 The studies of predatory ladybirds using population genetics in recent years

天敌瓢虫 Predatory ladybirds	数据源 Data sources	研究内容 Research fields	文献 References
异色瓢虫 <i>Harmonia axyridis</i>	18 个微卫星位点和历史记录 18 SSRs and historical records	重建起源和全球入侵途径 Reconstruction of source and invasive routes	Lombaert <i>et al.</i> , 2010
	18 个微卫星位点和历史记录 18 SSRs and historical records	重建起源和全球入侵途径 Reconstruction of source and invasive routes	Lombaert <i>et al.</i> , 2011
	18 个微卫星位点和历史记录 18 SSRs and historical records	重建起源和全球入侵途径 Reconstruction of source and invasive routes	Lombaert <i>et al.</i> , 2014
七星瓢虫 <i>Coccinella septempunctata</i>	线粒体 DNA: COI 和历史记录 Mitochondrial DNA: COI and historical records	人为干扰强度对种群遗传规律的影响 Propagule effect on population genetic changes	Kajita <i>et al.</i> , 2012
孟氏隐唇瓢虫 <i>Cryptolaemus montrouzieri</i>	线粒体 DNA: COI 和 16S Mitochondrial DNA: COI and 16S	原产地与引入地种群的遗传多样性和 遗传分化 Genetic diversity and differentiation between native and introduced populations	Li <i>et al.</i> , 2015
集栖长足瓢虫 <i>Hippodamia convergens</i>	7 个微卫星位点 7 SSRs	原产地与引入地种群的遗传多样性和 遗传分化 Genetic diversity and differentiation between native and introduced populations	Sethuraman <i>et al.</i> , 2015

线粒体 DNA 和微卫星标记目前依然是种群遗传学研究的主流方法, 但是其信息量的局限和遗传规律的偏向是明显的。基于全基因组的单核苷酸多态性 (single nucleotide polymorphism, SNP) 分析则可以提供更为全面的信息量去揭示种群遗传变异规律。目前基于酶切的简化基因组测序方法 (如 restriction-site associated DNA, RAD 和 genotyping by sequencing, GBS 等) 已能够用较低的测序成本获得大量的单核苷酸多态性位点, 并被广泛用于非模式生物的研究当中。尽管目前仍没有报道使用这些方法研究天敌瓢虫的种群遗传规律, 但随着二代测序的技术发展和广泛应用, 该方法将会惠及天敌瓢虫的研究。

遗传标记的方法基本能满足经典的种群遗传学分析, 包括遗传多样性、遗传分化和基因流、种群大小动态历史等分析。另外, 天敌瓢虫在生物防治中的使用往往有较完整的历史记录, 这些记录结合分子标记数据能够得出更可靠的种群遗传变异规律。例如通过计算释放行为与种群遗传

多样性的相关性来分析人为干预对种群遗传变异的影响 (Kajita *et al.* , 2012), 又如通过使用近似贝叶斯计算 (approximate Bayesian computation, ABC) 来推算种群的扩散路径 (Lombaert *et al.* , 2010) 等。

2 促使天敌瓢虫遗传改变的因素

2.1 自然选择

生物的微进化一般可以分解成突变、选择、漂变和迁移四种过程 (Lynch, 2007)。在不考虑直接人为干预的情况下, 天敌瓢虫种群仍会因自然环境的变化而面临新的选择压力, 部分个体或基因型可能因此而消失 (负选择), 存活下来的个体可能往适应新环境的方向进化 (正选择)。对天敌瓢虫本身生命周期、繁殖速率、生存气候和食性范围等等生物学特性的认识, 将有助于我们认识天敌瓢虫在自然环境下的遗传变异。

2.2 人为干预

一般而言, 自然环境下瓢虫天敌的演化是缓慢的。但是在人类活动主导的迁移下, 它们则可能发生剧烈的遗传变异。人类活动对近期发生的生物入侵负有很大程度的责任 (Lockwood *et al.*, 2005), 包括目前已知的异色瓢虫的入侵演变。这种影响是通过以下两种主要途径: 第一是人类活动将天敌瓢虫从原产地带到了新的、地理上不连续的环境, 或者是将瓢虫从新定殖的环境带到更广的范围, 从而促成了天敌瓢虫面临新的选择压力而发生遗传改变 (Cox, 2004); 第二是人类通过频繁改造自然环境, 让定殖的天敌瓢虫生存受到挑战。另外, 农业技术的全球化使得世界范围内的农业技术都趋于相似, 降低了不同农业区域间的生态差异, 让引进的天敌瓢虫更容易适应新环境等 (Lake and Leishman, 2004)。随着人类活动范围的扩大和农业技术的发展, 这种干预将变得越为强烈。

3 常见的天敌瓢虫定殖和入侵历史

3.1 多次引入和遗传混合

天敌瓢虫从引入到成功定殖, 往往经历一系列的遗传变异。首先天敌瓢虫引进至新环境后一般需要较高的遗传多样性才能成功存活, 但是在遗传多样性低的种群当中, 如果出现合适的遗传混合, 也能使种群适应新环境 (Facon *et al.*, 2006)。不少研究显示引进物种的成功定殖与多次引入 (例如从一个和多个原产地引入至一个和多个新环境) 有关, 例如古巴蜥蜴 (Kolbe *et al.*, 2004)、致倦库蚊 *Culex quinquefasciatus* (Fonseca *et al.*, 2000) 和引进天敌异色瓢虫 (Lombaert *et al.*, 2010) 等。而天敌瓢虫在经典和加强生物防治使用中常经历多次引入过程, 从而增加这种遗传混合的可能。

使用遗传标记和天敌使用历史记录结合的分析方法, 可以推测出这些成功定殖的种群往往是来自于不同原产地的种群混合 (Lombaert *et al.*, 2010), 例如通过基于 18 个微卫星标记和引入历史记录近似贝叶斯计算, 得出在北美成功定殖的异色瓢虫是来源于来自亚洲原产地的两个引入种群的混合 (Lombaert *et al.*, 2011)。又如通过 7 个微卫星标记的分析表明集栖瓢虫在美国东部与西部两个亚种群发生混合, 而这种混合可能是

强化生物防治中多次引入的结果 (Sethuraman *et al.*, 2015)。

3.2 种群瓶颈和奠基者效应

种群被引入至一个新环境, 往往只有少数个体经得起选择而存活, 致使种群遗传多样性下降, 即种群瓶颈效应 (population bottleneck); 而由存活的少数个体组成的新种群仅包含原种群的小部分基因型, 即奠基者效应 (founder effect) (Nei and Maruyama, 1975; Allendorf and Lundquist, 2003)。新种群受这种强烈的漂变作用而最终与原种群产生遗传分化。但强的人为干预也可以使奠基者效应变缓, 例如物种的大量和多次引入能降低定殖种群与原种群间的漂变 (Simberloff, 2009)。

在人为干预下, 并非所有天敌瓢虫种群在引进后都呈现遗传多样性下降, 例如引进至北美的七星瓢虫种群 (Kajita *et al.*, 2012) 和引进至东亚的孟氏隐唇瓢虫种群 (Li *et al.*, 2015)。通过对在美国定殖的七星瓢虫种群的线粒体 DNA 遗传多样性分析, 结果显示靠近释放地的定殖种群仍具有较高的遗传多样性, 而离释放地较远的定殖种群而遗传多样性较低 (图 1, Kajita *et al.*, 2012)。另外, 定殖种群的遗传多样性与该释放地人为干预力度 (释放数量和释放次数) 成正比 (图 1, Kajita *et al.*, 2012)。该结果表明七星瓢虫种群在自然扩散和定殖中存在奠基者效应, 但在人为干预下受到该效应的影响较小。

3.3 桥头堡效应

成功定殖的引入种群往往是来自最初的一个成功定殖种群 (Kolbe *et al.*, 2004; Lombaert *et al.*, 2010)。桥头堡效应 (bridgehead effect) 指这个首先成功定殖的种群充当着桥头堡的角色, 故称为桥头堡种群。以异色瓢虫为例, 通过上述的近似贝叶斯计算, 可以推测出在欧洲、南美和非洲成功定殖和入侵演变的异色瓢虫种群, 均来自于最初在北美东部因遗传混合而成功定殖的种群 (图 2, Lombaert *et al.*, 2010), 因此这个北美东部的种群被认为是桥头堡种群。桥头堡种群对认识引入种群如何在新环境成功定殖有重要的作用。通过结合异色瓢虫原产地的种群与入侵地种群, 可以推测该桥头堡种群是源于原产地东部与西部的两个分化的种群, 即两个原产地不相交流的种群在引入地发生混合而发生遗传变异, 从而导致入侵演变 (图 2, Lombaert *et al.*, 2011; 2014)。因此可以判断导致异色瓢虫成为入侵害虫的原因, 是生物防治使用而促成的种群混合。

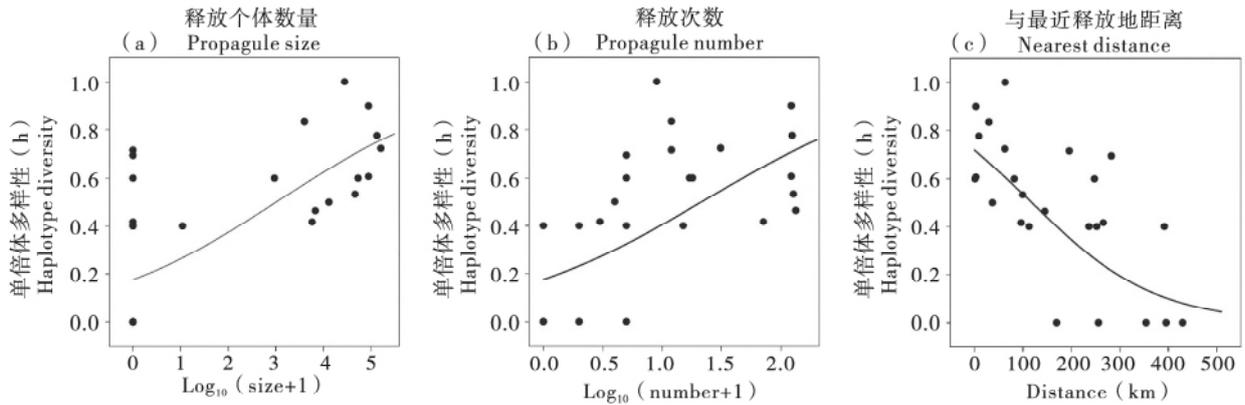


图1 七星瓢虫单倍体多样性与 (a) 释放个体数量、(b) 释放次数和 (c) 与最近释放地距离的 Beta 回归
 Fig. 1 Beta regressions between haplotype diversity and (a) propagule size, (b) propagule number and (c) nearest distance from the sampling site to the nearest introduction site of *Coccinella septempunctata* (Kajita *et al.*, 2012)

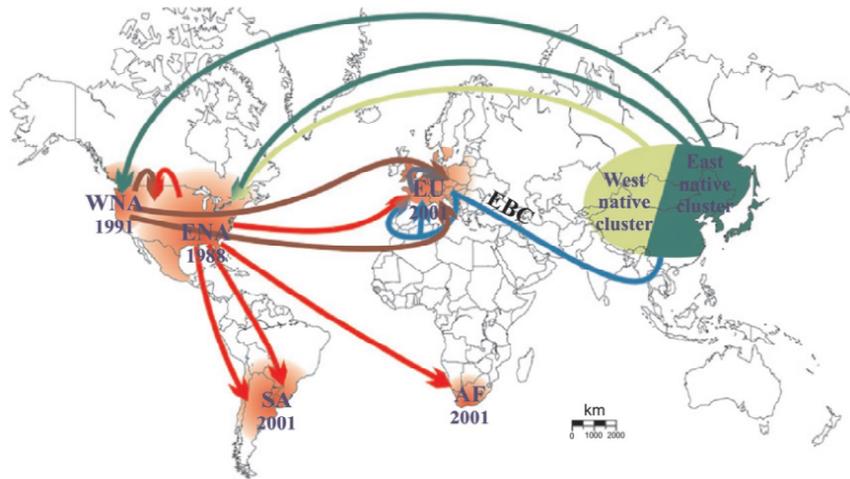


图2 异色瓢虫在全世界范围内的入侵途径推算

Fig. 2 Worldwide invasion scenario of *Harmonia axyridis* (Lombaert *et al.*, 2014)

注: 异色瓢虫原产区域由深绿和浅绿标注, 入侵区域由分布区域由红色标注。箭头不同颜色表示分化的种群, 混合颜色则表示种群混合, 方向表示可能引入的途径。年份是该区域首次发现异色瓢虫定殖的时间。地点简称分别代表北美东部 (ENA)、北美西部 (WNA)、南美 (SA)、欧洲 (EU) 和非洲 (AF)。Note: The heavy and light green region indicates their origin regions, and the red region indicates their invasive regions. The different color of arrows indicates the divergence of populations, and the bicolor indicates population admixture, and the direction indicates the most likely invasion pathway. The years indicate the first observation of established population in each region. The abbreviations of localities indicate Eastern North America (ENA), Western North America (WNA), South America (SA), Europe (EU) and Africa (AF).

4 结语

生物防治的手段无疑对本地和外来有害生物的防治起重要的作用, 但在经历过最初的热度后, 如今变得富有争议, 尤其因为引入天敌的入侵演变潜力。异色瓢虫从“益虫”到“害虫”的例子给我们敲响了警钟, 同时也给我们提供了生物进化理论和生物防治副作用的研究材料。事实证明,

种群遗传学是防控入侵演变的的天敌瓢虫和预防其它天敌瓢虫在生物防治使用中入侵演变的有力工具。尽管种群遗传学理论和方法的不断发展, 但相关的天敌瓢虫和生物防治的研究相对滞后。我们展望天敌瓢虫的种群遗传学研究在可持续农业发展中发挥更多的作用。

参考文献 (References)

Allendorf FW, Lundquist LL. Introduction: Population biology,

- evolution, and control of invasive species [J]. *Conserv. Biol.*, 2003, 17 (1): 24–30.
- Avisé JC, Arnold J, Ball RM, *et al.* Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics [J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1987, 18: 489–522.
- Ballard JWO, Whitlock MC. The incomplete natural history of mitochondria [J]. *Mol. Ecol.*, 2004, 13 (4): 729–744.
- Bazin E, Glémin S, Galtier N. Population size does not influence mitochondrial genetic diversity in animals [J]. *Science*, 2006, 312 (5773): 570–572.
- Brown PM, Thomas CE, Lombaert E, *et al.* The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): Distribution, dispersal and routes of invasion [J]. *BioControl*, 2011, 56 (4): 623–641.
- Caltagirone LE, Douthett RL. The history of the vedalia beetle importation to California and its impact on the development of biological control [J]. *Annu. Rev. Entomol.*, 1989, 34 (1): 1–16.
- Cox GW. Alien Species and Evolution: The Evolutionary Ecology of Exotic Plants, Animals, Microbes, and Interacting Native Species [M]. Washington: Island Press, 2004, 400.
- De CP, Mason PG, Babendreier D. Benefits and risks of exotic biological control agents [J]. *BioControl*, 2011, 56 (4): 681–698.
- De MT, Humair PF, Grunau C, *et al.* Non-Mendelian transmission of alleles at microsatellite loci: An example in *Ixodes ricinus*, the vector of Lyme disease [J]. *Int. J. Parasitol.*, 2004, 34 (8): 943–950.
- Dowling DK, Friberg U, Lindell J. Evolutionary implications of non-neutral mitochondrial genetic variation [J]. *Trends Ecol. Evol.*, 2008, 23 (10): 546–554.
- Ehler LE. Invasion biology and biological control [J]. *Biol. Control*, 1998, 13 (2): 127–133.
- Eilenberg J, Hajek ALC, Lomer C. Suggestions for unifying the terminology in biological control [J]. *Biol. Control*, 2001, 46 (4): 387–400.
- Elmer KR, Reggio C, Wirth T, *et al.* Pleistocene desiccation in East Africa bottlenecked but did not extirpate the adaptive radiation of Lake Victoria haplochromine cichlid fishes [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2009, 106 (32): 1340–13409.
- Evans EW, Soares AO, Yasuda H. Invasions by ladybugs, ladybirds, and other predatory beetles [J]. *BioControl*, 2011, 56 (4): 597–611.
- Facon B, Genton B, Shyckoff J, *et al.* A general eco-evolutionary framework for understanding biological invasions [J]. *Trends Ecol. Evol.*, 2006, 21 (3): 130–135.
- Fagan WF, Lewis MA, Neubert MG, *et al.* Invasion theory and biological control [J]. *Ecol. Lett.*, 2002, 5 (1): 148–157.
- Fauvergue X, Vercken E, Malausa T, *et al.* The biology of small, introduced populations, with special reference to biological control [J]. *Evol. Appl.*, 2012, 5 (5): 424–443.
- Fonseca DM, LaPointe DA, Fleischer RC. Bottlenecks and multiple introductions: Population genetics of the vector of avian malaria in Hawaii [J]. *Mol. Ecol.*, 2000, 9 (11): 1803–1814.
- Galtier N, Nabholz B, Glémin S, *et al.* Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: A reappraisal [J]. *Mol. Ecol.*, 2009, 18 (22): 4541–4550.
- Goolsby JA, De Barro PJ, Makinson JR, *et al.* Matching the origin of an invasive weed for selection of a herbivore haplotype for a biological control programme [J]. *Mol. Ecol.*, 2006, 15 (1): 287–297.
- Grevstad FS. Experimental invasions using biological control introductions: The influence of release size on the chance of population establishment [J]. *Biol. Invasions*, 1999, 1 (4): 313–323.
- Guillemaud T, Ciosi M, Lombaert E, *et al.* Biological invasions in agricultural settings: Insights from evolutionary biology and population genetics [J]. *Comptes Rendus Biologies*, 2011, 34 (3): 237–246.
- Honek A. Distribution and habitats. In: Hodek I, Honek A, van Emden HF, eds. Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae) [C]. John Wiley & Sons, 2012, 110–140.
- Hopper KR, Roush RT, Powell W. Management of genetics of biological-control introductions [J]. *Annu. Rev. Entomol.*, 1993, 38 (1): 27–51.
- Kairo MTK, Paraiso O, Gautam RD, *et al.* *Cryptolaemus montrouzieri* (Mulsant) (Coccinellidae: Scymninae): A review of biology, ecology, and use in biological control with particular reference to potential impact on non-target organisms [J]. *CAB Rev.*, 2013, 8 (5): 1–20.
- Kajita Y, O'Neill EM, Zheng Y, *et al.* A population genetic signature of human releases in an invasive ladybeetle [J]. *Mol. Ecol.*, 2012, 21 (22): 5473–5483.
- Koch RL. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts [J]. *J. Insect Sci.*, 2003, 3 (1): 32.
- Kolbe JJ, Glor RE, Schettino LRG, *et al.* Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard [J]. *Nature*, 2004, 431 (7005): 177–181.
- Lake JC, Leishman MR. Invasion success of exotic in natural ecosystems: The role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores [J]. *Biol. Conserv.*, 2004, 117 (2): 215–226.
- Li HS, Jin MJ, Ślipiński A, *et al.* Genetic differentiation in native and introduced populations of *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae) and its implications for biological control programs [J]. *J. Econ. Entomol.*, 2015, 108 (5): 2458–2464.
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T. The role of propagule pressure in explaining species invasions [J]. *Trends Ecol. Evol.*, 2005, 20 (5): 223–228.
- Lombaert E, Guillemaud T, Cornuet JM, *et al.* Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird [J]. *PLoS ONE*, 2010, 5 (3): 9743.
- Lombaert E, Guillemaud T, Thomas CE, *et al.* Inferring the origin of populations introduced from a genetically structured native range by approximate Bayesian computation: Case study of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* [J]. *Mol. Ecol.*, 2011, 20 (22):

- 4654 – 4670.
- Lombaert É , Guillemaud T , Lundgren J , *et al.* Complementarity of statistical treatments to reconstruct worldwide routes of invasion: The case of the Asian ladybird *Harmonia axyridis* [J]. *Mol. Ecol.* , 2014 , 23 (24) : 5979 – 5997.
- Lynch M. The frailty of adaptive hypotheses for the origins of organismal complexity [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* , 2007 , 104 (1) : 8597 – 8604.
- Markert JA , Danley PD , Arnegard ME. New markers for new species: Microsatellite loci and the East African cichlids [J]. *Trends Ecol. Evol.* , 2001 , 16 (2) : 100 – 107.
- Memmott J , Craze PG , Harman HM , *et al.* The effect of propagule size on the invasion of an alien insect [J]. *J. Anim. Ecol.* , 2005 , 74 (1) : 50 – 62.
- Messenger PS , Van DBR. The adaptability of introduced biological control agents , In: Huffaker CB , eds. *Biological Control* [C]. New York: Penum , 1971 , 68 – 92.
- Messenger PS , Wilson F , Whitten MJ. Variation , fitness , and adaptability of natural enemies , In: Huffaker CB , Messenger PS , eds. *Theory and Practice of Biological Control* [C]. London: Academic Press , 1976 , 209 – 231.
- Michaud JP. Coccinellids in biological control. In: Hodek I , Honek A , Van EHF , eds. *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)* [C]. John Wiley & Sons , 2012 , 488 – 519.
- Nei M , Maruyama T , Chakraborty R. The bottleneck effect and genetic variability in populations [J]. *Evolution* , 1975 , 29 : 1 – 10.
- Roderick GK , Navajas M. Genes in new environments: Genetics and evolution in biological control [J]. *Nat. Rev. Genet.* , 2003 , 4 (11) : 889 – 899.
- Roderick GK , Huffbauer R , Navajas M. Evolution and biological control [J]. *Evol. Appl.* , 2012 , 5 (5) : 419 – 423.
- Selkoe KA , Toonen RJ. Microsatellites for ecologists: A practical guide to using and evaluating microsatellite markers [J]. *Ecol. Lett.* , 2006 , 9 (5) : 615 – 629.
- Sethuraman A , Janzen FJ , Obrycki J. Population genetics of the predatory lady beetle *Hippodamia convergens* [J]. *Biol. Control* , 2015 , 84 : 1 – 10.
- Simberloff D , Stiling P. How risky is biological control [J]. *Ecology* , 1996 , 77 (7) : 1965 – 1974.
- Simberloff D. The role of propagule pressure in biological invasions [J]. *Annual Review of Ecology , Evolution and Systematics* , 2009 , 40 : 81 – 102.
- Sloggett JJ , Honek A. Genetic studies. In: Hodek I , van Emden HF , Honek A , eds. *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)* [C]. Chichester: Wiley-Blackwell , 2012 , 13 – 53.
- Song H , Buhay JE , Whiting MF , *et al.* Many species in one: DNA barcoding overestimates the number of species when nuclear mitochondrial pseudogenes are coamplified [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* , 2008 , 105 (36) : 13486 – 13491.
- Zimmermann H , Bloem S , Klein H. Biology , History , Threat , Surveillance and Control of the Cactus Moth , *Cactoblastis cactorum* [M]. Vienna , Austria: IAEA/FAO , 2004 , 40.
- Zink RM , Barrowclough GF. Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography [J]. *Mol. Ecol.* , 2008 , 17 (9) : 2107 – 2121.