



黄志成, 刘腾腾. 我国入侵害虫西部喙缘蝽的溯源分析 [J]. 环境昆虫学报, 2023, 45 (5): 1224 - 1235.

我国入侵害虫西部喙缘蝽的溯源分析

黄志成, 刘腾腾*

(山东师范大学生命科学学院, 昆虫系统分类学和进化生态学实验室, 济南 250358)

摘要: 本文对我国外来入侵物种西部喙缘蝽 *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 进行了溯源分析, 依据对国内种群的观察和标本简要描述了其形态特征和生活习性。通过野外采集国内种群标本, 提取扩增 COI 基因序列, 结合原产地和国外其他入侵种群的公共序列, 构建西部喙缘蝽 COI 基因数据集, 以中国入境口岸对木材的检疫情况为参考, 分析西部喙缘蝽的入侵来源。全世界目前已知 10 种单倍型, 中国存在 4 种。山东青岛种群有 H_8、H_9 和 H_10 三种单倍型, 其中 H_8 与韩国共享, H_9 和 H_10 为中国特有单倍型, 青岛种群可能部分来自韩国; 山东烟台两个采集点的种群都属于 H_2, 可能来自北美东部, 与青岛种群的入侵来源不同。以上分析表明, 我国西部喙缘蝽种群可能来源于多次独立入侵事件, 同时在国内发生了小范围的扩散迁移。本研究首次对我国入侵害虫西部喙缘蝽做了溯源分析, 为更好地制定规制措施, 开展检疫防治工作提供了科学依据。

关键词: 西部喙缘蝽; 形态特征; COI 基因; 单倍型分析

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2023) 05-1224-12

Tracking the invasive pest *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 in China

HUANG Zhi-Cheng, LIU Teng-Teng* (Lab of Insect Systematics and Evolutionary Ecology, College of Life Sciences, Shandong Normal University, Jinan 250358, China)

Abstract: This study conducted an analysis on tracking the invasive species *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 in China. Based on the observations and specimens of the invasive population, the morphological characteristics and the biology of the species were briefly summarized. By extracting and amplifying COI gene sequences from the invasive population, a COI gene dataset for *L. occidentalis* was constructed by combining with public sequences from the original and other foreign invasive populations. The invasion sources of *L. occidentalis* were analyzed by reference to the quarantine situation of wood at China's entry ports. Currently, 10 haplotypes are known worldwide, including 4 in China. In Shandong Province, the Qingdao population has three haplotypes, H_8 was shared with South Korea, while H_9 and H_10 were restricted in China. The Qingdao population might had originated from South Korea. The Yantai populations collected from two different sites in Shandong Province both belonged to H_2, which might had originated from eastern North America, which was different from that of the Qingdao populations. The above analysis indicated that the *L. occidentalis* populations in China might had originated from multiple independent invasion events, while small-scale dispersal occurred within the

基金项目: 山东省外来入侵物种普查项目 (202201)

作者简介: 黄志成, 男, 1996 年生, 山东临沂人, 硕士研究生, 从事针叶林害虫研究, E-mail: Qlsf458963@outlook.com

*通讯作者 Author for correspondence: 刘腾腾, 男, 博士, 副教授, 主要从事昆虫系统分类学和进化生态学研究, E-mail: liutt@sdu.edu.cn

收稿日期 Received: 2023-04-03; 接受日期 Accepted: 2023-07-11

country. This study made the first tracking analysis of *L. occidentalis* in China, which provided scientific evidences for the formulation of regulatory measures and the implementation of quarantine and control.

Key words: *Leptoglossus occidentalis*; morphological character; COI gene; haplotype analysis

溯源分析在入侵害虫研究中扮演着重要的角色。通过对入侵害虫种群的来源、传播途径和时间等方面进行分析,可以更好地理解入侵害虫的来源和传播途径,并为制定更有效的防控策略提供参考。现代溯源分析方法主要有 DNA 条形码技术 (Hebert *et al.*, 2003)、SNP 分型技术 (Luikart *et al.*, 2003)、微卫星分析技术 (Selkoe and Toonen, 2006) 等。DNA 条形码技术是一种基于特定的遗传标记鉴定生物种类的方法,这种技术可以通过扩增和测序特定基因区域来确定样本的物种身份,并与现有数据库进行比较以确定其来源。在入侵害虫的溯源分析中, DNA 条形码技术可以用于识别潜在的新物种或已知的害虫种类,以确定害虫来源,同时可以确定不同地区的害虫种群之间的遗传差异 (Meusnier *et al.*, 2008)。近年来, DNA 参考条形码数据库正在不断丰富完善。微卫星分析技术是一种基于微卫星序列多态性的分子标记技术,适用于做入侵物种的起源和扩散的研究,但需要多次 PCR 扩增和电泳分离、测序等步骤 (Estoup *et al.*, 2002)。SNP 分型技术是利用单核苷酸多态性 (SNP) 的分布在基因组中的不同位置来区分不同个体的方法,可用于追踪和鉴定生物入侵的源头和扩散,但生成的数据量较小 (Luikart *et al.*, 2003)。后面两种方法都受限于参考数据库不完善,不便于大尺度协作分析。在溯源分析中可以结合多种技术手段,以获取更加准确、全面的信息。

西部喙缘蝽 *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 属于缘蝽科 Coreidae 喙缘蝽属 *Leptoglossus* Guerin Méneville, 1831, 原产于北美洲西部,是针叶树的主要种实害虫。西部喙缘蝽的寄主植物主要属于松科 Pinaceae, 在欧洲主要危害石松 *Pinus pinea* (Feducci *et al.*, 2009)、海岸松 *P. pinaster* (Sousa and Naves, 2011)、欧洲赤松 *P. sylvestris* (Lesieur *et al.*, 2014)、地中海松 *P. halepensis* (Kment and Baňář, 2008)、欧洲黑松 *P. nigra* (Tescari, 2004) 等。在北美洲主要危害欧洲赤松 *P. sylvestris* (Schaffner, 1967)、红松 *P. resinosa* (Katovich and Kulman, 1987)、花旗松 *Pseudotsuga menziesii* (Schowalter and Sexton, 1990) 等。在韩

国主要危害赤松 *Pinus densiflora*、北美乔松 *P. strobus*、黑松 *P. thunbergii* 和侧柏 *Platycladus orientalis* (Kim *et al.*, 2020), 韩国还报道以冬青卫矛 *Euonymus japonicus* 为食 (Kim *et al.*, 2020)。

西部喙缘蝽 1~5 龄若虫的平均体长分别为 3.07、4.76、8.77、13.56 和 15.53 mm (Lee *et al.*, 2023)。成虫和若虫都以松科植物未成熟和成熟的种子为食,也以枝梢汁液为食,以雌成虫的危害最大,可以使发育早期的种子和球果败育,成熟种子的营养储备降低,进而可能导致种子发芽不良、苗木活力降低 (Koerber, 1963; Blatt, 1997), 在北美洲和欧洲,西部喙缘蝽对松子的破坏可达 70%~95% (Kim *et al.*, 2020)。西部喙缘蝽还可携带病原真菌 *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) [= *Diplodia pinea* (Desm.)] 的孢子,导致松树针叶和茎皮坏死,幼苗枯萎 (Musolin *et al.*, 2022)。

西部喙缘蝽在原产地美国加利福尼亚州 1 年 1 代,在墨西哥每年最多可以发育 3 代 (Aukema, 2007)。在韩国西部喙缘蝽 1 年 1 代,成虫在 5 月中下旬出蛰,交配后在寄主针叶上产一排约 5~15 枚卵,10~15 d 后若虫孵化;到 6 月中下旬,1 龄若虫附着并吸食针叶;2 龄若虫转移至球果上以种子为食,成虫活跃到 10 月中旬左右,从 10 月下旬开始越冬 (Kim *et al.*, 2020)。受聚集信息素的影响,西部喙缘蝽常在松散的树皮下游冬 (Dennys, 1927),也可以在建筑物内集群越冬 (Spencer, 1942; Schaffner, 1967)。Kitajima *et al.* (2022) 发现早春时节西部喙缘蝽倾向于吸食针叶树的雄球花,以获取更多的热量。

西部喙缘蝽的自然分布范围覆盖北美西部,广泛分布在不列颠哥伦比亚省 (British Columbia) 到墨西哥、太平洋海岸到科罗拉多州 (Colorado) 的地区 (Koerber, 1963)。自二十世纪下半叶以来,西部喙缘蝽从北美西海岸向东扩展 (Hoebeke and Wheeler, 1982; McPherson, 1990),并在 2008 年到达北美东部的新斯科舍省 (Nova Scotia) (Scudder, 2008)。20 世纪 90 年代末,西部喙缘蝽被引入意大利北部 (Tescari *et al.*, 2001),在随后的 10 年里,欧洲多国陆续报道了此种害虫。西部喙缘蝽在亚洲也在逐渐扩散,已经入侵到中亚

(Barclay and Nikolaeva, 2018) 和东亚地区, 日本 (Ishikawa and Kikuhara, 2009) 和韩国 (Ahn, 2013) 都有分布报告。Zhu (2010) 报道我国首次在天津口岸截获西部喙缘蝽, 此后我国海关多次发现并截获该虫 (徐梅, 2014), 但并未确认该虫已在我国定殖。马如玉等 (2023) 在威海和青岛的黑松上发现西部喙缘蝽, 为我国境内首次报道。除原产地外, 西部喙缘蝽现在已经广布于欧洲 (Farinha *et al.*, 2021)、亚洲、北非 (Ben *et al.*, 2013; Gapon, 2015)、南非 (Heyden and Faúndez, 2020) 和南美洲 (Faúndez and Rocca, 2017; Kun and Masciocchi, 2019; Heyden and Faúndez, 2020)。各国首次记录时间见表 1。

最近, 山东烟台多地发现西部喙缘蝽的成虫和若虫, 表明该种已经在国内定殖。目前国内对西部喙缘蝽的入侵来源、生物学特性等缺乏了解, 这一状况不利入侵检疫、种群监测以及防治工作的开展。本研究以野外采集的西部喙缘蝽标本为研究材料, 以 COI 基因为标记基因, 利用系统发育和单倍型对其入侵来源进行了分析讨论, 为更好地制定规制措施, 开展防治工作提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 标本采集

本研究所用 3 头西部喙缘蝽成虫 (2 ♀, 1 ♂)、1 头 3 龄若虫 (♂) 标本于 2022 年采集于烟台市沿海防护林和烟台市牟平区昆嵛镇单耳山村。采集后浸泡于无水乙醇中, -20℃ 保存备用。

1.2 形态观察

使用佳能 Canon 80D 单反相机、100 mm 微距镜头在野外拍摄生态照片, 制作成干制标本后使用莱卡 Leica S9E 体视显微镜观察研究形态特征。综合山东若虫标本和韩国种群的若虫资料 (Lee *et al.*, 2023), 对各龄若虫做了描述。

1.3 总 DNA 提取

采用北京诺贝莱生物科技有限公司生产的快速 DNA 提取试剂盒, 提取纯化昆虫组织的 DNA, 参照试剂盒的说明书进行操作, 使用 Buffer SL 和蛋白酶 K 溶液对取下的腹部和前足组织进行 56℃ 裂解, 然后使用 Buffer VL 孵育并混合无水乙醇将样品过柱处理, 经过 WB1 和 WB2 漂洗离心进一步纯化后, 使用 Buffer EB 将样品上柱, 然后通过 12 000 rpm 的离心操作将其洗脱得到纯化后的 DNA 模板, 保存在 -20℃ 的低温环境中备用。

表 1 西部喙缘蝽入侵的国家和首次报道文献
Table 1 Country and year invaded by *Leptoglossus occidentalis* all over the world

国家 Country	年代 Year	文献 References
意大利 Italy	1999	Taylor <i>et al.</i> , 2001
瑞士 Switzerland	2002	Colombi <i>et al.</i> , 2002
斯洛文尼亚 Slovenia	2003	Gogala, 2003
克罗地亚 Croatia	2004	Tescari, 2004
奥地利 Austria	2005	Rabitsch and Heiss, 2005
匈牙利 Hungary	2006	Földessy, 2006
法国 France	2006	Moulet, 2006
德国 Germany	2006	Pérez and Hoffmann, 2007
塞尔维亚 Serbia	2006	Protic, 2008
捷克 Czech Republic	2007	Beránek, 2007
荷兰 Netherlands	2007	Aukema <i>et al.</i> , 2007
斯洛伐克 Slovakia	2007	Majzlan and Roháčová, 2007
英国 U. K.	2007	Malumphy and Reid, 2007
波兰 Poland	2007	Lis <i>et al.</i> , 2008
保加利亚 Bulgaria	2008	Picea, 2008
罗马尼亚 Romania	2008	Ruicănescu, 2009
挪威 Norway	2009	Mjøs <i>et al.</i> , 2010
西班牙 Spain	2009	Valcárcel and Portillo, 2009
日本 Japan	2009	Ishikawa and Kikuhara, 2009
葡萄牙 Portugal	2010	Grosso-Silva, 2010
乌克兰 Ukraine	2010	Gapon, 2013
俄罗斯 Russia	2011	Gapon, 2013
土耳其 Turkey	2011	Fent and Kment, 2011
希腊 Greece	2011	Petrakis, 2011
韩国 South Korea	2013	Ahn <i>et al.</i> , 2013
突尼斯 Tunisia	2013	Ben <i>et al.</i> , 2013
摩洛哥 Morocco	2015	Gapon, 2015
智利 Chile	2017	Faúndez <i>et al.</i> , 2017
哈萨克斯坦 Kazakhstan	2018	Barclay <i>et al.</i> , 2018
阿根廷 Argentina	2019	Kun and Masciocchi, 2019
巴西 Brazil	2020	Heyden and Faúndez, 2020
南非 South Africa	2020	Heyden and Faúndez, 2020

1.4 COI 基因扩增、序列测定和分子鉴定

使用通用引物 LCO1490/HCO2198 进行 DNA 扩增 (Folmer *et al.*, 1994), 反应扩增体系为 25.0 μL , 其中 $2 \times \text{UrTaq Master Mix}$ 12.5 μL , 10 $\mu\text{mol/L}$ 的上、下游引物各 1.0 μL 、模板 DNA 2.0 μL , dd H_2O 8.5 μL , 反应程序: 95 $^\circ\text{C}$ 预变性 2 min, 95 $^\circ\text{C}$ 20s, 53 $^\circ\text{C}$ 20 s, 72 $^\circ\text{C}$ 1 min, 35 个循环; 72 $^\circ\text{C}$ 延伸 2 min, COI 基因 PCR 扩增产物大小为 685 bp。产物 4 $^\circ\text{C}$ 保存, 1.5% 琼脂糖凝胶进行电泳检测。PCR 产物经琼脂糖凝胶电泳检测确证后, 送擎科生物科技有限责任公司进行测序。测序结果在 NCBI 数据库、BOLD 数据库 (Ratnasingham and Hebert, 2007) 中进行比对, 鉴定烟台标本所属物种, 并与青岛西部喙缘蝽序列做同种验证。

1.5 序列和单倍型分析

测序结果保存在 NCBI 的 GenBank 数据库中, 登录号为 OQ457541 ~ OQ457544, 下载 GenBank 数据库中西部喙缘蝽 COI 基因的所有公共序列, 通过 MEGA 11 软件 (Tamura *et al.*, 2021) 中的 MUSCLE 功能进行对齐, 去除前后冗余碱基, 得到 566 bp 数据集, 使用 Sequence Data Explorer 功能分析碱基突变位点。

使用软件 DNAsp V6 (Rozas *et al.*, 2017) 计算核苷酸多样性 (Nucleotide diversity, P_i) 和单倍型多样性 (Haplotype diversity, H_d)。在 MEGA 11 (Tamura *et al.*, 2021) 中以喙缘蝽属的 *Leptoglossus clypealis* (登录号 KY818713) 为外群, 采用最大似然法 (ML) 构建系统发育树, 使用 ChiPlot (<https://www.chiplot.online>) 作图。使用 NETWORK 10.2.0.0 软件 (Bandelt *et al.*, 1999) 绘制单倍型网络图。

2 结果与分析

2.1 形态特征和危害

成虫体长约 17 ~ 20 mm, 宽约 5 ~ 7 mm (测量 3 头成虫标本) (图 1)。体红褐色, 长椭圆形, 密被半直立刚毛。头长约 3 mm, 向前延伸, 两眼远离前胸背板前缘, 单眼红色; 头顶黑色, 中间有 1 道红色条纹; 喙较长, 至第 4 腹节; 触角第 1 节、第 4 节黑色。前胸背板肩角钝圆, 前胸背板前缘有两块对称分布的白色斑块, 上面有数个黑色斑点; 小盾片整体深褐色, 与前胸背板相接处黑色; 前

翅革质部与膜质相交处的翅脉为对称横向分布的白色的“h”形结构 (图 2); 膜片深褐色。前两对足腿节内侧有锯齿, 每排 2 ~ 4 个, 后足腿节外侧黑色, 内侧有两排锯齿, 每排 6 ~ 8 个; 后足胫节扩张成两侧几乎对称的叶状, 扩张部分有白色斑点对称分布, 除靠近关节处外整体为黑色。头、胸部腹面均匀分布黑色斑点, 腹部的黑色斑点密集分布在腹中线两侧, 数量向后逐渐递减。

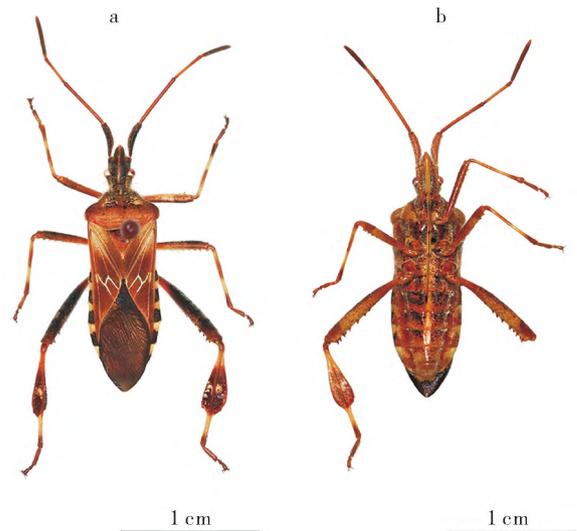


图 1 西部喙缘蝽成虫形态

Fig. 1 Adult morphology of *Leptoglossus occidentalis*
注: a, 成虫背面; b, 成虫腹面。Note: a, Dorsal surface; b, Ventral surface.

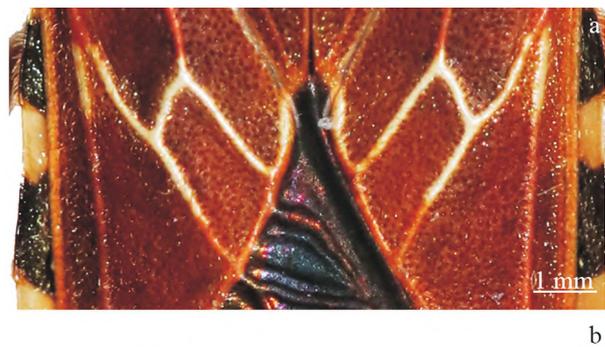


图 2 西部喙缘蝽关键识别特征

Fig. 2 Diagnostic features of *Leptoglossus occidentalis*
注: a, 前翅白色“h”形结构; b, 后足腿节叶状结构。Note: a, White “h”-shaped streaks on forewing; b, Leaf-like structure of hind tibia.

若虫全身红褐色，其中 5 龄若虫体色较灰暗。1 龄、2 龄若虫的腹部较窄，与胸部等宽，从 3 龄若虫开始腹部宽度大于胸部；3 龄若虫各腹节分界明显，4 龄若虫腹部较 3 龄若虫饱满，颜色鲜艳；若虫第 4~6 腹节之间有显著黑色臭腺孔，成虫

消失。西部喙缘蝽在山东主要危害黑松和赤松，7 月至 8 月中旬可见成虫和若虫在松树的嫩梢和 1 年生球果上吸食为害（图 3），导致嫩梢枯萎发黄、长势减弱，球果发黄、变形、开裂。

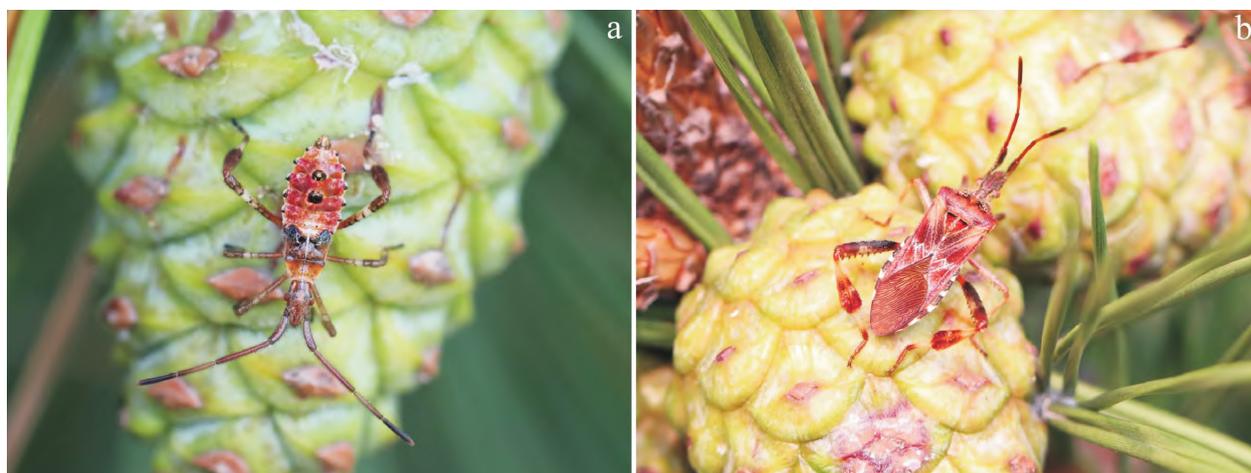


图 3 西部喙缘蝽在赤松球果上

Fig. 3 *Leptoglossus occidentalis* on the cone of *Pinus densiflora*

注：a, 3 龄若虫，在赤松球果上；b, 成虫，在赤松球果上。Note: a, 3rd instar nymph on the cone of *P. densiflora*; b, Adult on the cone of *P. densiflora*.

2.2 分子鉴定

采集的 4 头标本的 COI 基因经 DNAsp V6 软件处理后确定属于同一单倍型，在 NCBI 数据库和 BOLD 数据库中的比对结果显示，这些标本的 COI 基因序列与西部喙缘蝽高度相似（NCBI: 99.64% ~ 100%，BOLD: 99.23% ~ 100%），证实属于同一物种。

2.3 单倍型分析

通过单倍型分析发现，全球存在 10 种不同的单倍型，可大致分为 5 个地理种群（北美西部、北美东部、欧洲、韩国、中国山东）（表 2，图 4）。山东烟台的序列 OQ457541 ~ OQ457544 无新的突变位点，与单倍型 H₂ 一致；山东青岛的 OM883865 属于 H₈，OM883918 和 OM883922 分别为新发现的单倍型 H₉ 和 H₁₀（表 2），H₉ 与 H₈ 之间只有 1 个突变位点，H₁₀ 和 H₄ 之间有 2 个突变位点（表 3）。

在 13 个位点检测到碱基变异，其中以 C/T 颠换和 A/G 颠换为主（表 3），这些变异大多属于同义突变，这种变异可能使得基因更稳定（朱彦彬等，2012）。所有单倍型均有明显的 A + T 偏向性，

A + T 的平均含量为 63.7%，G + C 的平均含量为 36.2%，此为昆虫线粒体基因序列组成的一种共有特性（Nei and Kumar, 2000）。

H₃、H₅ 和 H₆ 的采集地都位于加拿大不列颠哥伦比亚省（British Columbia），属于北美西部喙缘蝽原生分布范围（表 2，图 4）。结合西部喙缘蝽的传播过程，可以推测 H₃、H₅ 和 H₆ 属于起源于北美西部原生地的初始单倍型。在烟台种群发现之前，H₂ 分布于北美（加拿大、美国）、欧洲（德国、匈牙利）和韩国（表 2，图 4），烟台种群可能是从以上地区传播而来。H₂ 在北美的采集地为安大略省（Ontario）；H₄ 已入侵至韩国，在北美的采集地位于新斯科舍省（Nova Scotia）、安大略省（Ontario）和缅因州（Maine）（表 2，图 4），以上表明 H₂ 和 H₄ 的传播源头都在北美东部。

H₁ 的采集地新斯科舍省（Nova Scotia）虽处于北美东部（表 2，图 4），但经过与初始单倍型（H₃、H₅、H₆）比对后发现，突变位点有 3 ~ 5 个（表 3），亲缘关系较远，猜测北美西部还有初始单倍型尚未被发现。

表 2 西部喙缘蝽 COI 基因不同单倍型序列的 GenBank 登录号和地理分布

Table 2 GenBank accession numbers and distribution for different *Leptoglossus occidentalis* COI gene haplotypes

单倍型 Haplotype	登录号 Accession	国家 Country	采集地点 Collecting site	文献 References
H_1	HQ105827	加拿大 Canada	Nova Scotia, Kings County, Kentville	Park <i>et al.</i> , 2011
H_2	KR043822	加拿大 Canada	Ontario, Wellington County, Puslinch	Gwiazdowski <i>et al.</i> , 2015
	KR040157	加拿大 Canada	Ontario, Wellington County, Puslinch	Gwiazdowski <i>et al.</i> , 2015
H_2	HQ105829	加拿大 Canada	New Brunswick, Kingsclear	Park <i>et al.</i> , 2011
	KR043878	加拿大 Canada	Ontario, Carden	Gwiazdowski <i>et al.</i> , 2015
H_2	KM022493	德国 German	Bavaria, Muenchen	Raupach <i>et al.</i> , 2014
	KP262419	匈牙利 Hungary	Hajdú-Bihar	Bracalini <i>et al.</i> , 2015
H_2	MN784742	韩国 South Korea	Undocumented	Kim <i>et al.</i> , 2020
	MK091922	美国 USA	Maine, Sanford, 5 Running Brook Drive	Unpublished
H_2	OQ457541	中国 China	Shandong, Yantai, coastal shelter forest	Present study
	OQ457542	中国 China	Shandong, Yantai, coastal shelter forest	Present study
H_2	OQ457543	中国 China	Shandong, Yantai, Daner Mountain Village	Present study
	OQ457544	中国 China	Shandong, Yantai, Daner Mountain Village	Present study
H_3	HQ105826	加拿大 Canada	British Columbia, Creston, wild life center	Park <i>et al.</i> , 2011
	HQ105825	加拿大 Canada	British Columbia, Kootenay Bay	Park <i>et al.</i> , 2011
H_4	KR036443	加拿大 Canada	Ontario, Wellington County, Puslinch	Gwiazdowski <i>et al.</i> , 2015
	HQ105828	加拿大 Canada	Nova Scotia, Kings County, Kentville	Gwiazdowski <i>et al.</i> , 2015
H_4	MN784741	韩国 South Korea	Undocumented	Kim <i>et al.</i> , 2020
	OP686468	美国 USA	Maine, Alfred, Gore Road	Unpublished
H_4	MK091925	美国 USA	Maine, Sanford, Room 202	Unpublished
	MK091926	美国 USA	Maine, Yarmouth, Cousins Island, Coveside	Unpublished
H_5	KR035546	加拿大 Canada	British Columbia, Osoyoos, East Bench	Gwiazdowski <i>et al.</i> , 2015
H_6	KR040743	加拿大 Canada	British Columbia, Osoyoos, East Bench	Gwiazdowski <i>et al.</i> , 2015
H_7	KP262420	意大利 Italy	Toscana, Pistoia, Pracchia	Bracalini <i>et al.</i> , 2015
H_8	MN784743	韩国 South Korea	Undocumented	Kim <i>et al.</i> , 2020
	JQ996145	韩国 South Korea	Gyeongsangnam_do, Changwon	Ahn <i>et al.</i> , 2013
H_8	OM883865	中国 China	Shandong, Qingdao, Changcheng Street	Unpublished
	H_9	OM883918	中国 China	Shandong, Qingdao, Changcheng Street
H_10	OM883922	中国 China	Shandong, Qingdao, Changcheng Street	Unpublished

单倍型网络图能够更加清晰地展示不同单倍型之间的遗传距离及其分布情况。在单倍型网络中，H_3、H_6~H_10 与 H_4 联系密切；H_2 已入侵至全球多个地区，表明 H_2 和 H_4 在西部喙缘蝽的入侵过程中发挥了较大的作用；H_1 可能

还存在 1 个初始单倍型 (mv1)。除山东烟台外，在其它入侵地（北美东部、欧洲、韩国、中国青岛）均有新的单倍型产生（图 5），表明西部喙缘蝽可能会通过基因突变以适应新的生境。

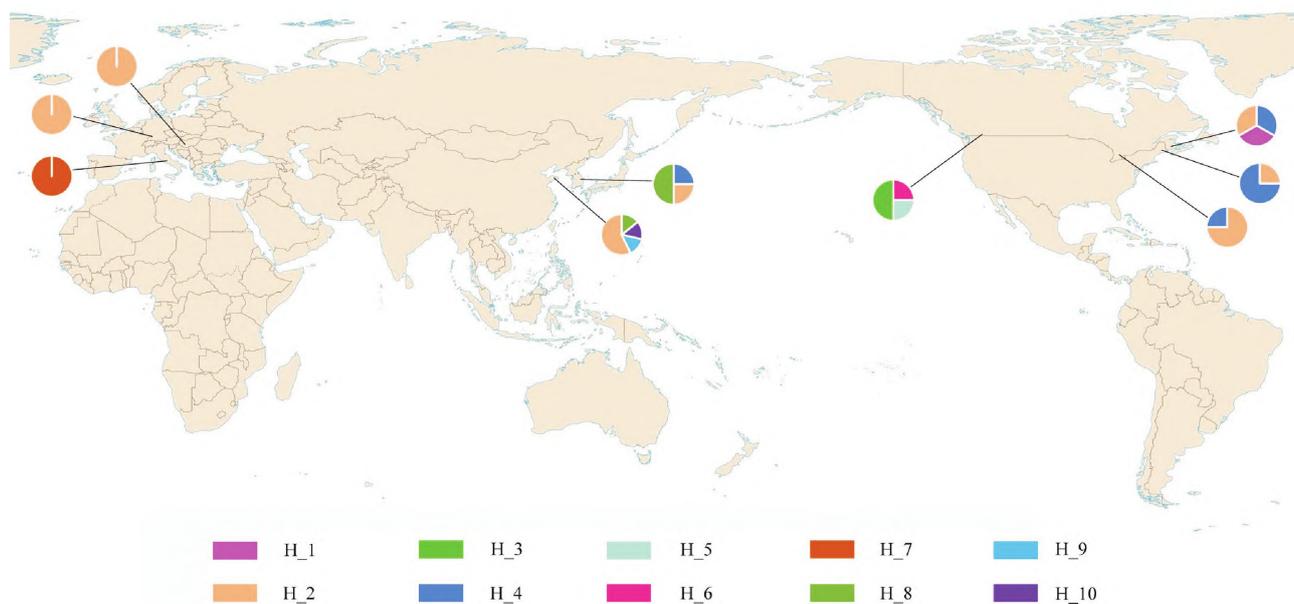


图 4 西部喙缘蝽 COI 基因不同单倍型的世界分布

Fig. 4 World distribution of different haplotypes of COI gene of *Leptoglossus occidentalis*

注：该图基于国家测绘地理信息局标准地图服务网站下载的审图号为 GS (2016) 1667 号的标准地图制作，底图无修改。

Note: This map was produced based on the standard map downloaded from the National Administration of Surveying, Mapping and Geoinformation's Map Service Website with the approval number of GS (2016) 1667. Base map has not been modified.

表 3 西部喙缘蝽 COI 基因不同单倍型的突变位点

Table 3 Mutation sites of different COI gene haplotypes of *Leptoglossus occidentalis*

单倍型 Haplotype	突变位点 Mutation sites												
	69	147	240	241	248	258	333	348	384	399	474	501	558
H_1	-	-	-	-	-	A	-	A	-	-	T	-	A
H_2	-	-	-	-	-	-	-	G	-	-	-	-	-
H_3	-	-	-	-	-	-	-	A	-	A	-	-	-
H_4	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-	-	-
H_5	-	-	-	-	-	-	-	G	-	-	-	-	A
H_6	C	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-	-	-
H_7	-	G	-	-	-	-	G	A	-	-	-	-	-
H_8	-	-	-	-	-	-	-	A	G	-	-	C	-
H_9	-	-	-	-	T	-	-	A	G	-	-	C	-
H_10	-	-	G	G	-	-	-	A	-	-	-	-	-

单倍型多样性 (Hd) 和核苷酸多样性 (Pi) 能够衡量一个群体线粒体 DNA (mtDNA) 变异程度, Hd 和 Pi 值越大, 群体的遗传多样性则越高 (Smith *et al.*, 2006)。中国种群的核苷酸多样性 Pi

为 0.00423, 在所有地区中最高; 单倍型多样性 Hd 为 0.714, 在各地区中处于较高水平 (表 4)。这表明西部喙缘蝽中国种群具有较高的遗传多样性, 其传播来源可能涵盖数个地区。

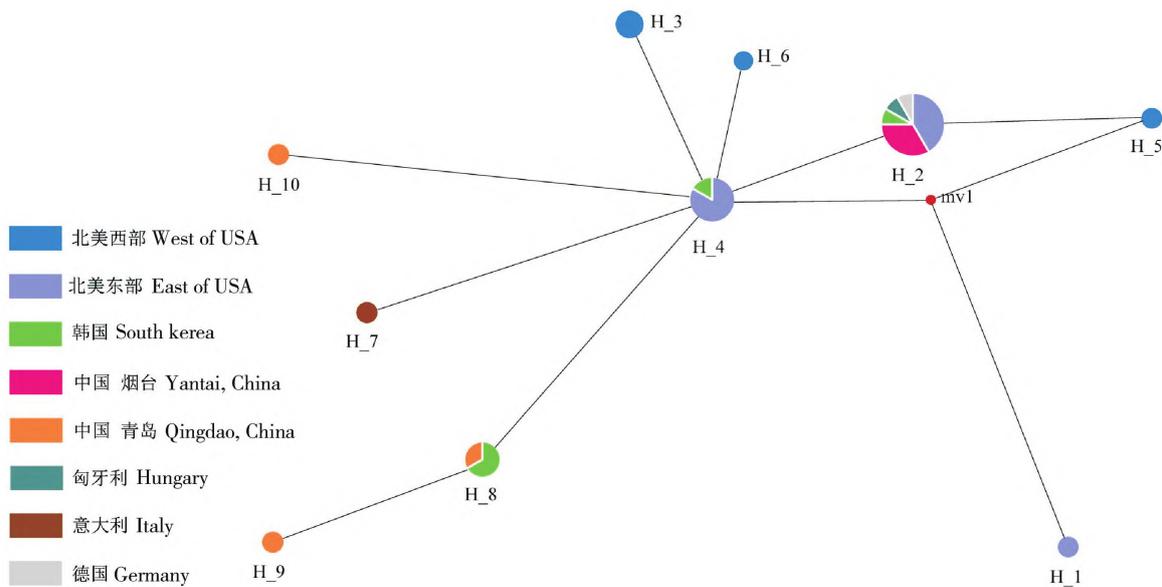


图5 西部喙缘蝽 COI 基因单倍型网络图

Fig. 5 Haplotype network of COI gene of *Leptoglossus occidentalis*

表4 西部喙缘蝽不同地理种群 COI 基因单倍型多样性、核苷酸多样性分析

Table 4 Analysis of COI gene haplotype diversity and nucleotide diversity of geographic populations of *Leptoglossus occidentalis*

种群 Population	单倍型 Haplotype (H)	单倍型多样性 Haplotype diversity (Hd)	核苷酸多样性 Nucleotide diversity (Pi)
北美西部 West of USA	H_3, H_5, H_6	0.833	0.00385
北美东部 East of USA	H_1, H_2, H_4	0.636	0.00194
欧洲 Europe	H_2, H_7	0.667	0.00355
韩国 South Korea	H_2, H_4, H_8	0.833	0.00326
中国 China	H_2, H_8, H_9, H_10	0.714	0.00423
总种群 Total	-	0.791	0.00324

2.4 遗传距离和系统发育分析

在系统发育树中，H₂ 与 H₅ 共同组成一个进化分支，它们之间的遗传距离为 0.18%，这表明它们的亲缘关系比较接近。H₄ 与 H₃、H₆ 在系统发育树中处于同一个进化分支，它们之间的遗传距离同为 0.18%（图 6），表明 H₃、H₆ 和 H₄ 之间的亲缘关系非常接近。

H₈ 现分布于青岛和韩国。H₉ 与 H₈ 构成了系统发育树中的一个分支，遗传距离为 0.18%，亲缘关系非常接近。H₁₀ 与 H₄ 的遗传距离最近，为 0.36%（图 6）。以上结果表明，青岛种群与韩国种群具有较高的遗传相似性。

山东烟台两个采集点的单倍型均为 H₂（登录号 OQ457541 ~ OQ457544），和青岛的单倍型

H₈（登录号 OM883865）、H₉（登录号 OM883918）和 H₁₀（登录号 OM883922）之间的遗传距离较远为 0.54% ~ 0.72%，在系统发育树中分别处于不同的进化分支（图 6），表明两地的西部喙缘蝽可能来自不同的地区。以上分析表明，我国西部喙缘蝽种群可能来源于多次独立入侵事件，同时在国内发生了小范围的扩散迁移。

3 结论与讨论

通过本次分析，发现西部喙缘蝽在新入侵地（包括北美东部、欧洲、韩国和中国）的 COI 基因会进化出新的单倍型。这些单倍型主要是由同义突变引起的，这些突变有助于使基因更加稳定，

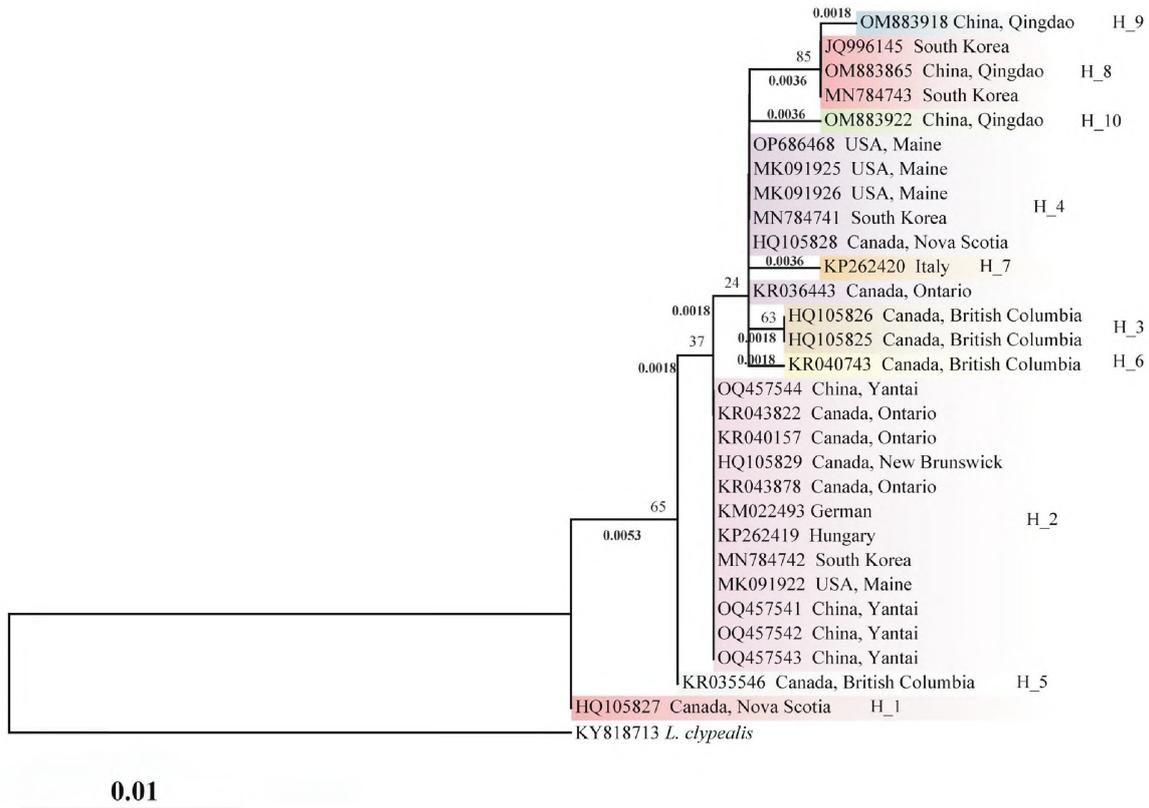


图6 使用 ML 法对西部喙缘蝽 COI 基因不同单倍型序列构建的系统发育树

Fig. 6 Phylogenetic tree of COI sequences from different haplotypes of *Leptoglossus occidentalis* using Maximum Likelihood (ML) method

以适应当地的环境。西部喙缘蝽在 2010 年前后入侵东亚地区，我国于 2010 年在天津海关首次截获西部喙缘蝽，推测西部喙缘蝽入侵胶东半岛最长时间不超过 12 年，入侵时间较短，且采样范围较小，仅限于昆嵛山周边地区，这可能是致使采集自烟台的样本中并未发现任何突变位点的原因。此外，西部喙缘蝽拥有较强的飞行能力 (Farinha *et al.*, 2023)，能够依靠寄主植物在入侵区域内传播 (Lesieur *et al.*, 2019)，个体之间可以频繁进行基因交流，这也可能是导致未能发现新单倍型的原因之一。

北美地区拥有丰富的森林资源，是世界上主要的木材出口地区之一，其原木和锯材的出口量居于世界前列 (刘莹, 2015)。结合以上分析，可以看出北美东部在西部喙缘蝽在向世界其他地区扩散的过程中扮演了“桥头堡”的角色 (Lesieur *et al.*, 2019)。

山东作为全国木材进口大省，其进口来源涵盖 5 大洲的 80 多个国家和地区，在 2011–2016 年期间，山东口岸截获的有害生物来源国主要为新

西兰、乌克兰、罗马尼亚、俄罗斯和美国，其中从美国和俄罗斯进口的木材中截获的有害生物种类随着检疫力度的加强逐年增加 (王凯等, 2017)。综合单倍型分析结果和山东口岸截获情况，推测烟台种群的入侵源头为北美东部地区。

Zhu *et al.* (2014) 对西部喙缘蝽在全世界的潜在分布区进行预测，研究显示东亚地区高度适宜西部喙缘蝽生存，西部喙缘蝽的分布受其针叶植物寄主分布区和气候的限制。赵力等 (2015) 曾对西部喙缘蝽和红肩美姬缘蝽 *Jadera haematoloma* (Herrich-Schäffer, 1847) 在中国的潜在分布区进行模拟，该研究显示基于美国西部种群构建的模型，胶东半岛对西部喙缘蝽的适生性较高，这一预测已被本研究证实。烟台市和青岛市地处胶东半岛，濒临黄海、渤海，与韩国、美国、日本和欧盟贸易往来频繁，且胶东半岛分布有大面积的黑松、赤松，有利于西部喙缘蝽的入侵和定殖，山东内陆山区，如蒙山、泰山等也广泛分布着松属植物，为西部喙缘蝽向内陆继续扩散提供了有利条件；红肩美姬缘蝽的入侵和扩散

也应引起重视，此虫已在台湾形成稳定种群（Tsai *et al.*, 2013），其寄主无患子科 Sapindaceae 植物在中国西南、东南、华南地区广泛分布，为其入侵提供了便利条件，因此需要提高警惕并加强防控。

西部喙缘蝽主要危害种实，影响松林的自主更新，还能给松科植物带来更多的病害，对针叶林经济和生态环境有一定的威胁。本研究推测了我国西部喙缘蝽种群的入侵来源。山东种群有两个不同的入侵来源：烟台种群可能来自北美东部，青岛种群可能来自韩国。由于 SNP 分型技术和微卫星技术受限于世界西部喙缘蝽基因数据库的不足，本研究采用 DNA 条形码技术对西部喙缘蝽进行溯源分析。为了对西部喙缘蝽的入侵过程进行更加明确地溯源分析，将来需要扩大国外标本的采集范围，同时深入调查国内入侵种群的分布现状，提取国内外不同种群的基因组信息，使用更加丰富的分子标记进行相互验证。

致谢：感谢论文中使用的公共序列的作者和单位，感谢青岛农业大学王俊平提供西部喙缘蝽青岛种群的公开序列。感谢当地林场、保护区管理局提供的便利和协助。

参考文献 (References)

Ahn SJ, Son D, Choo HY, *et al.* The first record on *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera: Coreidae) in Korea, a potential pest of the pinaceous tree species [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2013, 16 (3): 281–284.

Aukema B, Libeer R. Eerste waarneming van *Leptoglossus occidentalis* in België [J]. *Bulletin van de Koninklijke Belgische Vereniging voor Entomologie*, 2007, 143: 92–93.

Bandelt HJ, Forster P, Röhl A. Median – joining networks for inferring intraspecific phylogenies [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1999, 16 (1): 37–48.

Barclay M, Nikolaeva S. Arrival in Kazakhstan of *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae); a North American invasive species expands 2, 500 kilometres to the east [J]. *Klapalekiana*, 2018, 54: 1–3.

Ben Jamaa M, Mejri M, Naves P, *et al.* Detection of *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Heteroptera: Coreidae) in Tunisia [J]. *African Entomology*, 2013, 21 (1): 165–167.

Beránek J. First records of *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Heteroptera: Pentatomorpha: Coreidae) in the Czech Republic [J]. *Plant Protection Science*, 2007, 43 (4): 165.

Blatt SE. Host Selection, Impact and Chemical Ecology of the Western Conifer Seed Bug, *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Hemiptera: Coreidae) [D]. British Columbia: Simon Fraser University, 1997.

Bracalini M, Carboneschi M, Croci F, *et al.* Alien pest molecular diagnostics: Can DNA traces be exploited to assess the damage caused by the western conifer seed bug on stone pine fructification [J]. *Bull. Insectology*, 2015, 68: 51–60.

Colombi L, Brunetti R. Rapporto del Servizio fitosanitario del cantone Ticino [J]. *Servizio Fitosanitario, Bellinzona*, 2002: 36.

Dennys AA. Some notes on the hibernating habits of insects in dry trees in the interior of BC [J]. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 1927, 24: 19–25.

Edgar RC. MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput [J]. *Nucleic Acids Research*, 2004, 32 (5): 1792–1797.

Eski A, Biryol S, Acici O, *et al.* Biocontrol of the western conifer seed bug, *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Heteroptera: Coreidae) using indigenous entomopathogenic fungi [J]. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 2022, 32 (1): 140.

Estoup A, Jarne P, Cornuet JM. Homoplasy and mutation model at microsatellite loci and their consequences for population genetics analysis [J]. *Molecular Ecology*, 2002, 11 (9): 1591–1604.

Farinha AO, Branco M, Courtin C, *et al.* Another Chapter in the History of the European Invasion by the Western Conifer Seed Bug, *Leptoglossus occidentalis*: The Iberian Peninsula [J]. *Diversity*, 2023, 15 (1): 64.

Farinha AO, Carvalho C, Correia A, *et al.* Impact assessment of *Leptoglossus occidentalis* in *Pinus pinea*: Integrating population density and seed loss [J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 496: 119422.

Faúndez EI, Rocca JR. La chinche de las coníferas occidental, *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Heteroptera: Coreidae) en Chile; rápida expansión, posibles impactos y desafíos [J]. *Revista Chilena de Entomología*, 2017, 42: 25–27.

Feducci M, Pepori A, Benassai D, *et al.* Cone damages by *Diplodia pinea* and seed boring insects on *Pinus pinea* L. (Italian stone pine) in central Italy [J]. *SDU Faculty of Forestry Journal*, 2009: 41–47.

Fent M, Kment P. First record of the invasive western conifer seed bug *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) in Turkey [J]. *North – Western Journal of Zoology*, 2011, 7 (1): 72–80.

Földessy M. The presence of *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Heteroptera: Coreidae) in North-East Hungary [J]. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis*, 2006, 30: 203–204.

Folmer O, Black M, Hoeh W, *et al.* DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates [J]. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.*, 1994, 3 (5): 294–299.

Gapon DA. First record of *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) in Morocco [J]. *Heteroptera Revista de Entomología*, 2015, 15 (2): 161–163.

Gapon DA. First records of the western conifer seed bug *Leptoglossus occidentalis* Heid. (Heteroptera, Coreidae) from Russia and Ukraine, regularities in its distribution and possibilities of its range expansion in the Palaearctic region [J]. *Entomological Review*,

- 2013, 93: 174–181.
- Gogala A. A leaf-footed conifer seed bug (*Leptoglossus occidentalis*) in Slovenia already (Heteroptera: Coreidae) [J]. *Acta Entomologica Slovenica*, 2003, 11 (2): 189–190.
- Grosso Silva JM. The North American western conifer seed bug, *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Hemiptera, Coreidae), new to Portugal [J]. *Arquivos Entomológicos*, 2010, 4: 37–38.
- Gwiazdowski RA, Footitt RG, Maw HEL, et al. The Hemiptera (Insecta) of Canada: Constructing a reference library of DNA barcodes [J]. *PLoS ONE*, 2015, 10 (4): e0125635.
- Heidemann O. New species of *Leptoglossus* from North America [J]. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 1910, 12: 191–197.
- Heyden TVD, Faúndez EI. First records of *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Hemiptera: Coreidae) in Brazil and South Africa [J]. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*, 2020, 24: 28–30.
- Hoebeke ER, Wheeler Jr AG. *Catorhintha mendica*, a Great Plains coreid now established on the Atlantic Coast (Hemiptera: Coreidae) [J]. *Entomological News*, 1982, 93: 29–31.
- Ishikawa T, Kikuhara Y. *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Hemiptera: Coreidae), a presumable recent invader to Japan [J]. *Japanese Journal of Entomology*, 2009, 12 (3): 115–116.
- Katovich SA, Kulman HM. *Leptoglossus corculus* and *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera: Coreidae) attacking red pine, *Pinus resinosa*, cones in Wisconsin and Minnesota [J]. *The Great Lakes Entomologist*, 1987, 20 (3): 2.
- Kim DE, Lee H, Kim MJ, et al. *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera: Coreidae) occurrence, potential habitats, and COI diversity in South Korea [J]. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 2020, 13 (1): 35–45.
- Kitajima R, Matsuda O, Mastunaga K, et al. Evaluation of thermoregulation of different pine organs in early spring and estimation of heat reward for the western conifer seed bug (*Leptoglossus occidentalis*) on male cones [J]. *PLoS ONE*, 2022, 17 (8): e0272565.
- Kment P, Baňaf P. Additional records of the invasive Nearctic bug *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) in Croatia [J]. *Natura Croatica: Periodicum Musei Historiae Naturalis Croatici*, 2008, 17 (2): 141–147.
- Koerber TW. *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera, Coreidae), a newly discovered pest of coniferous seed [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1963, 56 (2): 229–234.
- Kun ME, Masciocchi M. First detection of the cosmopolitan invader *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Heteroptera: Coreidae) in Argentina [J]. *An Acad Bras Cienc*, 2019, 91 (3): e20180493.
- Lee JW, Huh MJ, Nam I, et al. Morphological and biological characteristics of the Korean population of *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Heteroptera: Coreidae), an invasive insect pest of conifer cones [J]. *Journal of Asia – Pacific Entomology*, 2023, 26 (2): 102057.
- Lesieur V, Lombaert E, Guillemaud T, et al. The rapid spread of *Leptoglossus occidentalis* in Europe: A bridgehead invasion [J]. *Journal of Pest Science*, 2019, 92: 189–200.
- Lesieur V, Yart A, Guilbon S, et al. The invasive *Leptoglossus* seed bug, a threat for commercial seed crops, but for conifer diversity? [J]. *Biological Invasions*, 2014, 16 (9): 1833–1849.
- Lis JA, Lis B, Gubernator J. Will the invasive western conifer seed bug *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae) seize all of Europe? [J]. *Zootaxa*, 2008, 1740 (1): 66–68.
- Liu Y. The Research on Current Situation and Trend in Development of China's Import Timber from North America [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2015. [刘莹. 我国进口北美木材现状与发展趋势研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015]
- Luikart G, England PR, Tallmon D, et al. The power and promise of population genomics: From genotyping to genome typing [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2003, 4 (12): 981–994.
- Ma RY, Pan T, Wang TT, et al. Morphological and molecular biological identification of *Leptoglossus occidentalis* [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2023, 52 (2): 175–179. [马如玉, 潘涛, 王婷婷, 等. 西部喙缘蝽的形态和分子生物学鉴定 [J]. 西部林业科学, 2023, 52 (2): 175–179]
- Majzlan O, Roháčová M. Faunistické správy zo Slovenska [J]. *Naturae Tutela*, 2007, 11: 199–200.
- Malumphy C, Reid S. Non-native Heteroptera associated with imported plant material in England during 2006 & 2007 [J]. *HetNews*, 2007, 10: 2–3.
- McPherson J, Packauskas R, Taylor S, et al. Eastern range extension of *Leptoglossus occidentalis* with a key to *Leptoglossus* species of America north of Mexico (Heteroptera: Coreidae) [J]. *The Great Lakes Entomologist*, 1990, 23 (2): 5.
- Meusnier I, Singer GAC, Landry JF, et al. A universal DNA mini-barcode for biodiversity analysis [J]. *BMC Genomics*, 2008, 9 (1): 1–4.
- Mjøs A, Nielsen TR, Ødegaard F. The western conifer seed bug (*Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910) (Hemiptera, Coreidae) found in SW Norway [J]. *Norwegian Journal of Entomology*, 2010, 57 (1): 20–22.
- Moulet P. Un nouveau Coréide en France: *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Heteroptera Coreidae) [J]. *Entomologiste (Paris)* 2006, 62: 183–184.
- Musolin DL, Kirichenko NI, Karpun NN, et al. Invasive insect pests of forests and urban trees in Russia: Origin, pathways, damage, and management [J]. *Forests*, 2022, 13 (4): 521.
- Nei M, Kumar S. *Molecular Evolution and Phylogenetics* [M]. New York: Oxford University Press, 2000: 295.
- Park DS, Footitt R, Maw E, et al. Barcoding bugs: DNA-based identification of the true bugs (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) [J]. *PLoS ONE*, 2011, 6 (4): e18749.
- Pérez Vera F, Hoffmann H. *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Hemiptera, Heteroptera) nun auch in Köln/Deutschland [J].

- Heteropteron*, 2007, 25: 17–18.
- Petrakis P. First record of *Leptoglossus occidentalis* (heteroptera: Coreidae) in greece [J]. *Entomologia Hellenica*, 2011, 20 (2): 83–93.
- Picea C. Western conifer seed bug *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Heteroptera: Coreidae) already in Bulgaria [J]. *Historia Naturalis Bulgarica*, 2008, 19: 179–180.
- Protic L. *Leptoglossus occidentalis* Heidemann (Heteroptera: Coreidae) in Serbia [J]. *Acta Entomol. Serbica*, 2008, 13: 81–84.
- Rabitsch W, Heiss E. *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910, eine amerikanische Adventivart auch in Österreich aufgefunden (Heteroptera: Coreidae) [J]. *Berichte-Naturwissenschaftlich Medizinischen Vereinen in Innsbruck*, 2005, 92: 131.
- Ratnasingham S, Hebert PD. BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>) [J]. *Molecular Ecology Notes*, 2007, 7 (3): 355–364.
- Raupach MJ, Hendrich L, Küchler SM, et al. Building – up of a DNA barcode library for true bugs (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) of Germany reveals taxonomic uncertainties and surprises [J]. *PLoS ONE*, 2014, 9 (9): e106940.
- Rozas J, Ferrer-Mata A, Sánchez-DelBarrio JC, et al. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2017, 34 (12): 3299–3302.
- Ruicănescu A. *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Heteroptera: Coreidae) in România [J]. By Rákossy, L. and Momeu, L. *Presa Universitară Clujeană, Cluj-Napoca, Romania*, 2009: 153–154.
- Schaffner JC. The occurrence of *Theognis occidentalis* in the midwestern United States (Heteroptera: Coreidae) [J]. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 1967, 40: 141–142.
- Schowalter T, Sexton J. Effect of *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) on seed development of Douglas-fir at different times during the growing season in western Oregon [J]. *Journal of Economic Entomology*, 1990, 83 (4): 1485–1486.
- Scudder G. New provincial and state records for Heteroptera (Hemiptera) in Canada and the United States [J]. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 2008, 105: 3–18.
- Smith MA, Woodley NE, Janzen DH, et al. DNA barcodes reveal cryptic host-specificity within the presumed polyphagous members of a genus of parasitoid flies (Diptera: Tachinidae) [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 103 (10): 3657–3662.
- Sousa E, Naves P. The western conifer seed bug *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Heteroptera: Coreidae) in Portugal [J]. *Boletín Sanidad Vegetal Plagas*, 2011, 37: 65–67.
- Spencer G. Insects and other arthropods in buildings in British Columbia [J]. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 1942, 39: 23–29.
- Tamura K, Stecher G, Kumar S. MEGA 11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11 [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2021, 38 (7): 3022–3027.
- Taylor SJ, Tescari G, Villa M. A Nearctic pest of Pinaceae accidentally introduced into Europe: *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) in northern Italy [J]. *Entomological News*, 2001, 112 (2): 101–103.
- Tescari G. First record of *Leptoglossus occidentalis* (Heteroptera: Coreidae) in Croatia [J]. *Entomologia Croatica*, 2004, 8: 73–75.
- Tsai JF, Hsieh YX, Rédei D. The soapberry bug, *Jadera haematoloma* (Insecta, Hemiptera, Rhopalidae): First Asian record, with a review of bionomics [J]. *ZooKeys*, 2013, 297: 1.
- Valcárcel JP, Portillo P. Primer registro de *Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910 (Hemiptera, Coreidae) para Murcia (SE de la Península Ibérica) [J]. *Archivos Entomológicos*, 2009, 2: 5.
- Wang K, Xu CL, Li LJ, et al. Analysis and recommendations about epidemic of imported timber in Shandong port during 2011–2016 [J]. *Plant Quarantine*, 2017, 31 (3): 76–79. [王凯, 许崇龙, 李林杰, 等. 2011~2016年山东口岸进境木材疫情分析及建议 [J]. *植物检疫*, 2017, 31 (3): 76–79]
- Xu M, Qian L, An YL, et al. A dangerous pest—the western conifer seed bug, *Leptoglossus occidentalis* Heidemann [J]. *Plant Quarantine*, 2014, 28 (1): 67–71. [徐梅, 钱路, 安榆林, 等. 危险性有害生物——西部喙缘蝽 [J]. *植物检疫*, 2014, 28 (1): 67–71]
- Zhao L, Zhu GP, Li M, et al. Potential distribution of *Leptoglossus occidentalis* and *Jadera haematoloma* in China [J]. *Journal of Tianjin Normal University (Natural Science Edition)*, 2015, 35 (1): 75–78. [赵力, 朱耿平, 李敏, 等. 入侵害虫西部喙缘蝽和红肩美姬缘蝽在中国的潜在分布 [J]. *天津师范大学学报 (自然科学版)*, 2015, 35 (1): 75–78]
- Zhu GP, Rédei D, Kment P, et al. Effect of geographic background and equilibrium state on niche model transferability: Predicting areas of invasion of *Leptoglossus occidentalis* [J]. *Biological Invasions*, 2014, 16: 1069–1081.
- Zhu WB. Exotic Coreid Bugs Introduced into China [C]. *Proceedings of the 4th Meeting of the International Heteropterist's Society*. Nankai University, Tianjin, China, 2010: 73.
- Zhu YB, Ma JF, Dong L, et al. Analysis of genetic polymorphism of *Athesis lepigone* (Lepidoptera: Noctuidae) populations from China based on mtDNA COI gene sequences [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2012, 55 (4): 457–465. [朱彦彬, 马继芳, 董立, 等. 基于线粒体 COI 基因序列的中国二点委夜蛾遗传多态性分析 [J]. *昆虫学报*, 2012, 55 (4): 457–465]