

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2018)06-0367-07

综 述

马铃薯甲虫与寄主植物间的共进化及其防治

张 抒¹, 范国权¹, 高艳玲¹, 张 威¹, 邱彩玲¹, 申 宇¹, 魏 琪¹, 刘 凯², 吕典秋^{1*}

(1. 黑龙江省农业科学院植物脱毒苗木研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086; 2. 黑龙江省农业科学院, 黑龙江 哈尔滨 150086)

摘 要: 马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*)是世界著名的毁灭性检疫害虫, 分布遍及整个北半球, 可以适应大约20种野生和栽培的茄科植物, 其中栽培马铃薯(*Solanum tuberosum*)被视为首选寄主, 造成的危害也最为严重。自1993年在中国新疆首次发现后, 如今马铃薯甲虫已分布在中国3个省(自治区)46个县(区、市)。马铃薯甲虫之所以能成为一种世界性入侵有害生物, 主要体现在其对杀虫剂的抗性机制, 以及马铃薯甲虫独特的生命周期和可塑性, 马铃薯甲虫与寄主植物间的共进化过程也使得这种抗性机制变得更加复杂。目前针对马铃薯甲虫的防治手段主要有加强出入境检验检疫力度、农业及物理防治、生物防治和化学防治等, 实际应用中根据发生情况不同应合理交替用药, 减少杀虫剂抗性积累。马铃薯甲虫零星发生地区不建议使用化学药剂防治, 应尽量采用物理防治、生物防治等手段, 以避免昆虫抗药性的积累。

关键词: 马铃薯甲虫; 植物-昆虫共进化; 防治

Co-evolution of Colorado Potato Beetles with Host Plants and Their Controls

ZHANG Shu¹, FAN Guoquan¹, GAO Yanling¹, ZHANG Wei¹, QIU Cailing¹, SHEN Yu¹, WEI Qi¹, LIU Kai², LU Dianqiu^{1*}

(1. Virus-free Seedling Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086, China;

2. Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086, China)

Abstract: The Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata*) is a world-famous quarantine pest that is distributed throughout the northern hemisphere and can eat about 20 wild and cultivated Solanaceae plants, among which the cultivated potato (*Solanum tuberosum*) is regarded as the preferred host, and the damage is the most serious. Since its first discovery in Xinjiang Uygur Autonomous Region in 1993, Colorado potato beetles have been distributed in 46 counties (district, city) of three provinces (Autonomous Region) of China. The reason why Colorado potato beetles can become a worldwide invasive pest is mainly reflected in its resistance to insecticides, as well as the unique life cycle and plasticity of Colorado potato beetles. The co-evolution process between Colorado potato beetles and host plants also makes the resistance mechanism more complicated. At present, the prevention and control methods for Colorado potato beetles mainly include strengthening entry and exit inspection and quarantine, agriculture and physical control, biological control and chemical control. In actual application, alternate pesticide should be used according to the occurrence of different conditions to reduce the accumulation of pesticide resistance. It is not recommended to use chemical agents in the sporadic areas of Colorado potato beetles. Physical control and biological control should be used as much as possible to avoid the accumulation of insect resistance.

Key Words: Colorado potato beetle; plant-insect co-evolution; control

收稿日期: 2018-10-06

基金项目: 黑龙江省应用技术与开发计划重大项目(GA16B102); 哈尔滨市应用技术与开发项目(青年后备人才)(2015RQQYJ031); 黑龙江省经济作物体系(HNWJZTX201701)。

作者简介: 张抒(1984-), 男, 硕士, 助理研究员, 从事马铃薯病虫害检测及研究工作。

*通信作者(Corresponding author): 吕典秋, 博士, 研究员, 主要从事植物保护研究, E-mail: smallpotatoes@126.com。

马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*), 隶属于鞘翅目(Coleoptera)叶甲科(Chrysomelidae)。成虫体长10 mm, 卵圆形。橘黄色, 头、胸部和腹面散布大小不同的黑斑, 各足跗节和膝关节黑色, 每鞘翅上有5个黑色纵条纹。马铃薯甲虫是世界著名的毁灭性检疫害虫, 分布遍及整个北半球, 可以适应大约20种野生和栽培的茄科植物, 其中危害最严重的是其视为首选寄主的栽培马铃薯(*Solanum tuberosum*)。这种害虫可以使植株脱叶程度达到75%^[1], 可导致马铃薯产量损失高达40%~80%^[2]。马铃薯甲虫也是中国重要的外来入侵物种和对外重大检疫对象, 马铃薯甲虫已经被列入《中华人民共和国进出境植物检疫有害生物名录》^[3]和“中国最具危险性的20种外来入侵物种”名单^[4]。

1 马铃薯甲虫的起源及扩散

马铃薯甲虫起源地为美国落基山脉东坡, 首次发现是在一种野生杂草刺萼龙葵(*S. rostratum*)上, 1824年被记述为新种^[5]。19世纪40年代中期, 由于栽培马铃薯在美洲的大面积种植, 马铃薯甲虫的寄主范围也发生了翻天覆地的变化, 从原来仅有的野生寄主扩大到包括栽培马铃薯在内的诸多茄科作物上, 使马铃薯甲虫在美洲快速的扩散。19世纪60年代中期, 马铃薯甲虫在美国中西部危害马铃薯, 并在20年内以每年100 km的速度扩散传播到美国西海岸^[6]。20世纪初, 马铃薯甲虫传入法国。通过分析证实, 欧洲马铃薯甲虫种群与北美马铃薯甲虫的遗传变异性很低, 因此对于马铃薯甲虫来说, 对欧洲的入侵非常成功, 地域的差异并未对马铃薯甲虫的入侵产生太大的阻碍^[7]。马铃薯甲虫以平均每年50 km的速度扩散, 在大约30年内征服了中欧的大部分地区。如今, 马铃薯甲虫已经逐步传播扩散到北美洲、欧洲、亚洲、非洲的40多个国家^[8-10]。

马铃薯甲虫于1993年在中国新疆伊犁河谷地区和塔城地区的两市一县首次被发现, 仅用了2年时间, 便扩散至以上2个地区的15个市县。在此后的25年中, 马铃薯甲虫以每年80 km的速度, 沿着天山北坡向东扩散, 如今马铃薯甲虫在北疆

的直线扩散距离已经超过了800 km, 分布面积达到30万km², 分布区域跨越了7个州(地、市)的38个区(县、市)^[11]。由于马铃薯甲虫在俄罗斯已经扩散至远东滨海边疆地区, 这也使中国东北地区成为了马铃薯甲虫入侵中国的另一个入侵点。吉林珲春出入境检验检疫局于2013年在距中俄边境线仅1 km的马铃薯田发现了马铃薯甲虫的零星分布。2014, 2015和2016年黑龙江连续在绥芬河、虎林等地发现马铃薯甲虫。2018年6月8日, 农业农村部办公厅印发了《全国农业植物检疫性有害生物分布行政区名录》(表1)。根据全国农业植物有害生物调查, 马铃薯甲虫现分布中国3个省(自治区)46个县(区、市)。

2 马铃薯甲虫的适应机制

马铃薯甲虫从落基山脉扩散到目前的全球范围, 实际上是由各种生理生态适应的演变造成的。首先, 马铃薯甲虫的扩散是基于新的昆虫-植物相互作用的演变。对于马铃薯甲虫来说, “旧的”寄主和“新的”寄主均可以被取食, 因此这个过程被称为寄主扩散^[12]。而且, 马铃薯甲虫种群在新寄主上也表现出了多样性, 甚至在一些地区, 马铃薯甲虫通过进化提高了对其他茄科作物的适应性, 从而成为了茄子和番茄的主要害虫。此外, 马铃薯甲虫种群的寄主范围不仅限于栽培茄科植物, 还可以危害一些野生茄属植物, 虽然野生茄属植物与栽培马铃薯相比由于缺少施肥和灌溉, 因此繁茂度较低^[13], 但是这些替代寄主可以在马铃薯长出叶片之前或者在马铃薯甲虫爆发期间当马铃薯植株耗尽时为马铃薯甲虫提供额外的食物。此外, 马铃薯甲虫种群在生命史中具有足够的遗传变异, 这是新环境中适应性策略演变的先决条件。随着马铃薯种植范围的扩大, 马铃薯甲虫对面临的各种不利条件也进行了相应调整。例如, 俄罗斯的气温与其他欧洲地区相比要低的多, 为了适应俄罗斯的低温环境, 马铃薯甲虫俄罗斯种群表现出了更快的繁殖速度, 更高的存活率以及更快的生长速度, 并延长了在土壤中越冬的时间^[14]。

表1 马铃薯甲虫分布行政区名录(2018)
Table 1 Administrative district distribution of Colorado potato beetle

省(自治区) Province (Autonomous Region)	县(区、市) County (District, City)
吉林省 Jilin Province	延边州: 珲春市
黑龙江省 Heilongjiang Province	鸡西市: 鸡东县, 虎林市, 密山市
	双鸭山市: 宝清县, 饶河县
	牡丹江市: 东宁市, 绥芬河市
	乌鲁木齐市: 新市区, 乌鲁木齐县, 米东区
新疆维吾尔自治区 Xinjiang Uygur Autonomous Region	昌吉州: 昌吉市, 阜康市, 呼图壁县, 玛纳斯县, 奇台县, 吉木萨尔县, 木垒县
	博尔塔拉州: 博乐市, 精河县, 温泉县
	巴音郭楞州: 和静县
	伊犁州: 伊宁市, 伊宁县, 察布查尔县, 霍城县, 巩留县, 新源县, 昭苏县, 特克斯县, 尼勒克县, 奎屯市
	塔城地区: 塔城市, 乌苏市, 额敏县, 沙湾县, 托里县, 裕民县, 和布克赛尔县
	阿尔泰地区: 阿尔泰市, 布尔津县, 福海县, 哈巴河县, 吉木乃县
	石河子市
	五家渠市

来源: http://www.moa.gov.cn/gk/tzgg_1/tfw/201806/t20180625_6153138.htm。

Source: http://www.moa.gov.cn/gk/tzgg_1/tfw/201806/t20180625_6153138.htm。

马铃薯甲虫作为一种世界性入侵有害生物, 能够成功入侵40多个国家还有其他几个原因。

(1) 分泌蛋白, 抵御天敌。马铃薯甲虫幼虫和成虫会产生马铃薯甲虫毒蛋白(一种神经毒素), 保护其免受天敌捕食。马铃薯甲虫天敌主要为一些节肢动物寄生虫和天敌昆虫, 如瓢虫(*Coleomegilla maculata*), 蝽(*Perillus bioculatus*)或步甲(*Lebia grandis*)等, 天敌昆虫可以显著降低马铃薯甲虫群体数量^[15-17]。但是, 由于并非所有的马铃薯甲虫天敌都可以跟随马铃薯甲虫到新的定殖地, 所以马铃薯田间这些天敌昆虫的密度通常不足以危及马铃薯甲虫种群数量。例如, 20世纪60年代, 欧洲曾经尝试引进美国马铃薯甲虫天敌蝽(*P. bioculatus*), 在斯洛伐克、法国、德国、波兰、俄罗斯、意大利和匈牙利的马铃薯田大规模释放, 但这种马铃薯甲虫天敌昆虫却无法在欧洲任何地方归化^[18]。

(2) 马铃薯甲虫以对杀虫剂抗药性增长速度而闻名。针对马铃薯甲虫进行测试的杀虫剂种类已经多达数百种, 但是无论使用砷、有机氯、氨

基甲酸酯、有机磷酸酯或拟除虫菊酯都不能破坏马铃薯甲虫的适应机制。马铃薯甲虫可以通过诱导解毒酶, 减少杀虫剂渗透, 增加杀虫剂排泄或靶位点突变, 降低其敏感性^[19,20]。一些新应用的杀虫剂在第2年甚至第1年使用就已宣告失败。例如, 吡虫啉是一种新烟碱类杀虫剂, 已经使用超过10年的时间, 可是在21世纪初马铃薯甲虫就对其开始产生明显抗性^[21]。由于马铃薯甲虫抗性的快速发展, 更多的化学杀虫剂被用于控制这种害虫, 在发达国家每年至少0.6 t的各种杀虫剂被用于防治马铃薯甲虫^[20]。虽然许多新的杀虫剂是针对马铃薯甲虫开发和测试的^[21], 但任何一个都无法证明可以成功的防治这种贪婪的害虫。

(3) 马铃薯甲虫生命周期的特点及可塑性也使得其种群适应性大幅度提高。根据气候情况, 雌虫每年可以产卵数次, 并且雌虫繁殖能力很强。在实验室条件下, 每个雌虫可以产下3 000多枚卵^[22]。马铃薯甲虫如此强大的繁殖速度保证了庞大的种群数量, 因此在遇到恶劣条件时产生高适应性遗传变体的几率也随之增高, 从而保证新

的自适应随机突变的出现。这些旧的和新的遗传变异体可以通过自然选择快速提高抗性, 并且扩大抗性群体。此外, 直到生殖成熟, 大约 25% 的新羽化成虫会在幼虫(移动能力较差)和蛹附近, 因此一旦产生新羽化成虫就会开始交配, 已经产生抗性的个体可以产生纯合抗性的后代^[23]。大多数马铃薯甲虫雌虫进入冬季滞育, 一部分种群可能将滞育期延长 2 年以上, 滞育使马铃薯甲虫保持休眠状态, 只有在条件变得有利之后才开始继续繁殖。这种特性使得马铃薯甲虫防控有效性大打折扣(如轮作和杀虫剂的交替使用)。

3 马铃薯甲虫与寄主植物间的共进化

食草昆虫和植物之间的相互作用非常复杂, 作为一个共同进化的过程, 已经进行了超过 4 亿年的时间^[24]。昆虫不断适应并更有效的利用寄主植物, 同时植物也不断产生新的防御机制来抵御昆虫的攻击。在这种生物战中, 植物和昆虫在互动中互相改变, 不断前进。

马铃薯甲虫成虫被植物挥发性有机化合物(Volatile organic compounds, VOCs)吸引到寄主植物上。马铃薯甲虫可以在距离 50 m 以内感知到野外的这种挥发物质^[25], 马铃薯 VOCs 对马铃薯甲虫的敏感性和吸引力随着马铃薯甲虫饥饿度和性成熟的增加而增加^[26]。马铃薯甲虫通过识别植物挥发化合物来决定是否进食。马铃薯甲虫通过识别马铃薯 VOCs 将马铃薯与其他植物区分开来, 并且只有完整马铃薯 VOCs 以非常特定的比例才可以吸引马铃薯甲虫^[27]。马铃薯甲虫可以通过使用信息素和植物挥发性信号在马铃薯上聚集和繁殖。

在昆虫取食茄科植物的同时, 茄科植物也具有相应的防御机制, 茄科植物中含有糖苷生物碱, 如茄碱、卡茄碱、勒帕茄碱和垂茄碱, 主要通过被吞食后发挥作用, 而其中一些可能对马铃薯甲虫幼虫发育有负面影响^[28]。然而, 由于马铃薯甲虫能够耐受这些毒素^[29]或具有解毒机制^[30], 因此马铃薯甲虫依然可以以茄科植物为食。

马铃薯还存在第二道防线, 即诱导型防线。物理伤害和马铃薯甲虫反流的成分都能引起马铃薯的防御反应。植物可区分物理伤害与昆虫侵染^[31],

反流反应基因包括仅对昆虫摄食有反应的基因和可通过昆虫摄食来调节其表达的物理伤害反应基因。目前显示反流诱导了 73 个马铃薯基因, 而通过向受伤叶片加入马铃薯甲虫反流成分可抑制 54 个基因^[32]。此外, 马铃薯甲虫的取食调节了 29 个叶蛋白的表达, 其中 16 个蛋白被下调, 而只有 8 个蛋白在受伤时表达发生改变^[33]。许多表达的基因对应于应急相关的诱导蛋白, 包括蛋白酶抑制剂(PI)、病原体应答蛋白、过氧化物酶和多酚氧化酶, 这些化合物在植物直接防御中是非常重要的。而且, 通过马铃薯甲虫的取食还能提高编码参与间接防御基因的表达, 如吸引马铃薯甲虫天敌挥发物的相关基因。

尽管马铃薯甲虫取食启动了马铃薯防御机制, 但是马铃薯甲虫却可以通过各种各样的手段抑制或绕过这些马铃薯防御。同时马铃薯也不会坐以待毙, 例如马铃薯甲虫摄食会引起马铃薯光合作用相关组分的下调, 这既说明碳源向防御的转移, 又会使植物叶片营养价值降低^[34], 从而对昆虫适应性产生负面影响。此外, 一些马铃薯可以识别出马铃薯甲虫在叶片上产卵, 并且使卵周围形成坏死, 叶片坏死之后卵块从叶子上脱落, 这是首先在波兰的马铃薯田观察到的一种现象。尽管卵从叶片掉落到地面对成虫羽化或卵的孵化没有影响, 但是在田间条件下却可以大幅度的降低新孵化幼虫成功定殖马铃薯的比例^[35]。

4 马铃薯甲虫防治

4.1 检疫措施

口岸部门应做好出入境检验检疫工作, 严禁马铃薯甲虫由境外通过货物或人员携带传入境内。在已发生马铃薯甲虫的地区, 应立即封锁并采取扑灭措施, 同时将此地区划定为疫区, 在此地区生产的马铃薯不得调出。其他农产品在调运前应进行产地检疫, 避免由于农产品调运造成的疫情扩散。在临近疫区的区域也应加强调运货物检疫, 并且运载工具、包装物等也需进行消毒处理^[36]。马铃薯甲虫发生较严重地区应在周围建立隔离带, 隔离带内禁止种植茄科作物。马铃薯甲虫零星发生地区, 除定点诱集监测点外应减少或禁止种植

茄科作物。

4.2 农业及物理防治

4.2.1 轮作倒茬

马铃薯田应采取轮作倒茬的种植模式^[36,37], 轮作可以减轻马铃薯土传病害, 又可降低马铃薯甲虫的发生程度, 轮作时要避免与其他茄科作物重茬, 可以与小麦、玉米、大豆等作物轮作。轮作适用于马铃薯甲虫发生较重地区, 零星发生地区应在发生地块继续种植马铃薯, 避免春季成虫出土时需远离曾发生地觅食而导致的扩散传播。

4.2.2 集中诱杀

由于马铃薯甲虫是一种专食性昆虫, 且在茄科作物中以马铃薯对马铃薯甲虫的诱集力最强, 因此在马铃薯甲虫发生较严重地区, 可集中种植马铃薯诱集带, 利用马铃薯甲虫春季出土后会就近觅食、产卵, 且活动范围小等特点, 对春季出土的马铃薯甲虫集中诱杀。

针对马铃薯甲虫零星发生地区, 也可设置马铃薯诱集带, 在春季马铃薯甲虫出土时采用人工捕杀的方式进行防治。针对马铃薯甲虫零星发生地区不建议使用化学防治方法, 以避免昆虫抗药性的积累。

4.2.3 深翻冬灌

马铃薯收获后应进行秋整地, 既可增加土壤疏松度, 又可一定程度上破坏马铃薯甲虫越冬场所。也可以采用冬灌的措施, 杀死部分越冬成虫和蛹, 从而达到降低马铃薯甲虫成功越冬几率, 减轻其危害^[37]。

4.3 生物防治

生物防治是应用生物物种之间的关系, 用有益生物消灭或抑制有害生物的一种方法。生物防治大致可以分为以鸟治虫、以菌治虫和以虫治虫这几类, 生物防治可避免环境污染、不产生抗药性, 与化学农药相比具有诸多优势。

4.3.1 利用捕食性天敌防治

新疆是中国最早发现马铃薯甲虫的地区, 也是危害最严重的地区, 经过中国科技工作者的不懈努力也为中国马铃薯甲虫的防治提供了重要数据。研究表明, 新疆马铃薯甲虫发生区其天敌有 46 种, 其中昆虫天敌有 25 种, 蜘蛛类有 21 种, 尚未发现

专一性捕食性天敌^[38], 如: 中华草蛉(*Chrysopa sinica*)、多异瓢虫(*Adonia variegata*)、中华长腿胡蜂(*Polistes chinensis*)、华姬蝽(*Nabis sinoferus*)、草间小黑蛛(*Hylyphantes graminicola*)等^[39,40]。

4.3.2 利用昆虫病原微生物防治

昆虫病原微生物是指可以寄生在昆虫上并导致虫体发病的微生物, 如: 绿僵菌(*Metarhizium anisopliae*)、拟青霉(*Fungi imperfecti*)、球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)、苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*)等。近年来国内外广泛开展了昆虫病原微生物的分类、基因工程改造、致病机制、制剂开发等方面的工作, 其中很多已应用于生产。

4.3.3 利用生物源农药防治

生物源农药指从动植物、微生物等中提取的活性成分或按活性结构合成的化合物及衍生物, 对作物施用后, 可以杀死或抑制害虫的生物制剂。按照来源不同可分为几大类, 主要包括: 微生物源类杀虫剂、植物源杀虫剂、昆虫生长调节剂类杀虫剂^[38]。

4.3.4 利用 RNA 干扰技术防治

RNA 干扰技术(RNA interference, RNAi)是指利用双链 RNA 可以诱发与其序列同源的 mRNA 分子降解引起的基因沉默, 实现抑制特定基因表达的一种技术。RNAi 由于具有诸多优点因此被迅速应用到马铃薯甲虫控制的研究中。目前, 针对马铃薯甲虫防治而被选择的目标基因主要有: 乙酰胆碱酯酶蛋白运输蛋白 sec23, β -actin, 衣被亚基 β , 液泡 ATP 合酶亚基 A、B 和 E, 3-羟基-3-甲基戊二酰-CoA 还原酶, 腺苷高半胱氨酸水解酶, 保幼激素酯酶, 甲基戊酸激酶, 抗增殖蛋白, 脯氨酸脱氢酶, 细胞色素 P450 酶和兰尼碱受体等^[41], 利用 RNAi 技术影响上述靶标基因的正常表达, 从而达到防治马铃薯甲虫的目的。

4.4 化学防治

尽管马铃薯甲虫防治手段有很多, 但迄今为止最有效的防治方法仍然是化学农药。根据国内外多年的防治经验, 现今多种主流杀虫剂对马铃薯甲虫都有较高的防治效果, 如: 拟除虫菊酯类杀虫剂(高效氯氟氰菊酯、溴氰菊酯、甲氰菊酯

等)及烟碱类杀虫剂(噻虫嗪、吡虫啉等)。还有一些高毒化学农药也曾被使用在马铃薯甲虫防治上,如:敌敌畏、乐果、久效磷、敌百虫等有机磷、有机氯农药。但是正如前文提到的,马铃薯甲虫以对杀虫剂抗药性增长速度而闻名,因此在使用化学药剂防治时,需合理交替用药,减少杀虫剂抗性积累。马铃薯甲虫零星发生地区不建议使用化学药剂防治,尽量采用物理防治、生物防治等手段,以避免昆虫抗药性的积累。

[参 考 文 献]

- [1] Hare D J. Impact of defoliation by the Colorado potato beetle on potato yields [J]. *Journal of Economic Entomology*, 1980, 73(73): 369–373.
- [2] Alyokhin A, Vincent C, Giordanengo P. Insect pests of potato: Global perspectives on biology and management [M]. 1st ed. Oxford: Academic Press, 2013: 613.
- [3] 万方浩, 谢丙炎, 褚栋. 生物入侵: 管理篇 [M]. 北京: 科学出版社, 2008: 297–314.
- [4] 万方浩, 郭建英, 张峰. 中国生物入侵研究 [M]. 北京: 科学出版社, 2009: 29–100.
- [5] 郭文超, 吐尔逊, 程登发, 等. 我国马铃薯甲虫主要生物学、生态学技术研究进展及监测与防控对策 [J]. *植物保护*, 2014, 40(10): 1–11.
- [6] Johnson C G. International dispersal of insects and insect-borne viruses [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 1967, 73(s1): 21–43.
- [7] Grapputo A, Boman S, Lindström L, *et al.* The voyage of an invasive species across continents: genetic diversity of North American and European Colorado potato beetle populations [J]. *Molecular Ecology*, 2010, 14(14): 4207–4219.
- [8] Hare J D. Ecology and management of the Colorado potato beetle [J]. *Annual Review of Entomology*, 1990, 35(1): 81–100.
- [9] Caprio M A. Flight initiation behavior and host plant attraction in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae) [D]. Michigan: Michigan State University: Department of Entomology, 1987.
- [10] Caprio M A, Grafius E J. Effects of light, temperature, and feeding status on flight initiation in postdiapause Colorado potato beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Environmental Entomology*, 1989, 19(2): 281–285.
- [11] 李颖超, 张润志. 著名入侵害虫——马铃薯甲虫 [J]. *知识就是力量*, 2010(2): 6–9.
- [12] Agosta S J. On ecological fitting, plant-insect associations, herbivore host shifts, and host plant selection [J]. *Oikos*, 2010, 114(3): 556–565.
- [13] Forister M L, Ehmer A G, Futuyma D J. The genetic architecture of a niche: variation and covariation in host use traits in the Colorado potato beetle [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2007, 20(3): 985–996.
- [14] Weber D. Colorado beetle: pest on the move [J]. *Pesticide Outlook*, 2004, 14(6): 256–259.
- [15] Hazzard R V, Ferro D N, Van Driesche R G, *et al.* Mortality of eggs of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) from predation by *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Environmental Entomology*, 1991, 20(3): 841–848.
- [16] Biever K D, Chauvin R L. Suppression of the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) with augmentative releases of predaceous stinkbugs (Hemiptera: Pentatomidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 1992, 85(3): 720–726.
- [17] Weber D C, Rowley D L, Greenstone M H, *et al.* Prey preference and host suitability of the predatory and parasitoid carabid beetle, *Lebia grandis*, for several species of *Leptinotarsa* beetles [J]. *Journal of Insect Science*, 2006, 6(9): 1.
- [18] Jermy T. The introduction of *Perillus bioculatus* into Europe to control the Colorado beetle [J]. *EPPO Bulletin*, 2010, 10(4): 475–479.
- [19] Alyokhin A, Baker M, Mota-Sanchez D, *et al.* Colorado potato beetle resistance to insecticides [J]. *American Journal of Potato Research*, 2008, 85(6): 395–413.
- [20] Whalon M E, Mota-Sanchez D, Hollongworth R M. Analysis of global pesticide resistance in Arthropods [M]//Whalon M E, Mota-Sanchez D, Hollongworth R M. Global pesticide resistance in Arthropods. London: CAB International, 2008: 5–132.
- [21] Olson E R, Dively G P, Nelson J O. Baseline susceptibility to imidacloprid and cross resistance patterns in Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) populations [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2000, 93(2): 447–458.
- [22] Brown J J, Jermy T, Butt B A. The influence of an alternate host plant on the fecundity of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa*

- decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1980, 73(2): 197–199.
- [23] Alyokhin A V, Ferro D N. Reproduction and dispersal of summer-generation Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. Environmental Entomology, 1999, 28(3): 425–430.
- [24] Labandeira C C. A paleobiologic perspective on plant-insect interactions [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2013, 16: 414–421.
- [25] Schütz S, Weißbecke B, Klein A, *et al.* Host plant selection of the Colorado potato beetle as influenced by damage induced volatiles of the potato plant [J]. Naturwissenschaften, 1997, 84(5): 212–217.
- [26] Dickens J C. Behavioral response of larvae of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) to host plant volatile blends attractive to adults [J]. Agricultural and Forest Entomology, 2002, 4: 309–314.
- [27] Visser J H, Ave D A. General green leaf volatiles in the olfactory orientation of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* [J]. Entomologia Experimentalis Et Applicata, 2011, 24(3): 738–749.
- [28] Hare J D. Growth of *Leptinotarsa decemlineata* larvae in response to simultaneous variation in protein and glycoalkaloid concentration [J]. Journal of Chemical Ecology, 1987, 13(1): 39–46.
- [29] Armer C A. Colorado potato beetle toxins revisited: Evidence the beetle does not sequester host plant glycoalkaloids [J]. Journal of Chemical Ecology, 2004, 30(4): 883–888.
- [30] Zhu F, Mural T W, Nelson D R, *et al.* A specialist herbivore pest adaptation to xenobiotics through up-regulation of multiple Cytochrome P450s [J]. Scientific Reports, 2016, 6: 20421.
- [31] Heil M, Ibarra-Laclette E, Adame-Álvarez R M, *et al.* How plants sense wounds: damaged-self recognition is based on plant-derived elicitors and induces octadecanoid signaling [J]. Plos One, 2012, 7(2): e30537.
- [32] Lawrence S D, Novak N G, Ju C J, *et al.* Potato, *Solanum tuberosum*, defense against Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say): Microarray gene expression profiling of potato by Colorado potato beetle regurgitant treatment of wounded leaves [J]. Journal of Chemical Ecology, 2008, 34(8): 1013–1025.
- [33] Duceppe M O, Cloutier C, Michaud D. Wounding, insect chewing and phloem sap feeding differentially alter the leaf proteome of potato, *Solanum tuberosum* L. [J]. Proteome Science, 2012, 10(1): 73.
- [34] Mitra S, Baldwin I T. Independently silencing two photosynthetic proteins in *Nicotiana attenuata* has different effects on herbivore resistance [J]. Plant Physiology, 2008, 148(2): 1128–1138.
- [35] Balbyshev N F, Lorenzen J H. Hypersensitivity and egg drop: A novel mechanism of host plant resistance to Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. Journal of Economic Entomology, 1997, 90(2): 652–657.
- [36] 闫玲. 马铃薯甲虫的危害及防治方法 [J]. 农民致富之友, 2017(23): 151.
- [37] 徐月琴. 马铃薯甲虫的发生规律及综合防治技术 [J]. 新疆农业科技, 2017(3): 29–30.
- [38] 郭文超, 邓春生, 李国清, 等. 我国马铃薯甲虫生物防治技术研究进展 [J]. 新疆农业科学, 2011, 48(12): 2217–2222.
- [39] 郭文超, 吐尔逊, 许咏梅, 等. 马铃薯甲虫持续防控技术研究与应用 [J]. 新疆农业科学, 2011, 48(2): 197–203.
- [40] 舒敏, 刘伟伟, 冯丽凯, 等. 中华草蛉幼虫捕食马铃薯甲虫卵的功能反应研究 [J]. 新疆农业科学, 2011, 48(2): 328–333.
- [41] 董攀, 熊方杰, 邓可宣, 等. 马铃薯甲虫的绿色生物防控策略 [C]//屈冬玉, 陈伊里. 马铃薯产业与中国式主食. 哈尔滨: 哈尔滨地图出版社, 2016: 192–197.