

不同地理种群小菜蛾的遗传多样性分析

王少丽, 盛承发, 乔传令*

(中国科学院动物研究所 农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100080)

摘要:采用水平切片淀粉凝胶电泳方法, 分析了北京、河北、云南和武汉 4 个不同地理种群的小菜蛾的等位酶, 得到了 3 个酶系统(甘油醛磷酸脱氢酶(*GPD*)、苹果酸酶(*ME*)和苹果酸脱氢酶(*MDH-1*, *MDH-2* 和 *MDH-3*)) 5 个基因位点的资料。用 Biosys2.0 软件计算了不同地理种群的遗传变异指标(N 、 A 、 P 、 H_o 和 H_e), 结果表明小菜蛾各种群内的基因多样性大于各种群间的基因多样性(约 15 倍), 武汉种群小菜蛾的遗传多样性最大。并计算了遗传距离 D 和相似性系数, 并由此得出聚类图, 分析了小菜蛾不同地理种群间的遗传关系。

关键词:等位酶; 小菜蛾; 淀粉凝胶电泳; Biosys2.0; 遗传多样性

Genetic Variability of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) Population From Different Geographies

WANG Shao-Li, SHENG Cheng-Fa, QIAO Chuan-Ling (State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 10080, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(10): 1718~1723.

Abstract: The analysis of allozymes has many specific advantages in analyzing genetic variabilities and diversities, so it has been widely used in the population differentiation, diversity and differentiation of species. Some previous studies have been documented that allozyme analysis, gene flow and evolution inter-population are closely related. Diamondback moth (DBM, *Plutella xylostella* L.) is a cosmopolitan insect pest, which mainly feeds on cruciferous vegetables. Widespread use of insecticides has led to the selection of resistance in DBM. The present work was undertaken to study the genetic variability of DBM from different geographies.

Four populations of DBM were collected from Beijing, Hebei, Yunnan and Wuhan in China in 1997. They were reared in the laboratory until the 4th instar, and then deep-frozen for further analysis. The allozymes were identified in single individual homogenates analyzed by starch electrophoresis with TME 7.4 buffer systems according to Pasteur *et al* and data from 5 polymorphic loci (*GPD*, *ME*, *MDH-1*, *MDH-2* and *MDH-3*) were analyzed. In general, isozymes were concerned with identification of allele frequencies at even the basic level strains, thus the allele frequencies of each gene locus in each population should be calculated respectively. The allele frequency was analyzed according to the formula of Nei (1978). It was demonstrated that all of the allele frequencies were between 5~10 and the biggest was 10 (the locus is *ME* and *MDH-1*). Based on the allele frequencies, 4 indexes mainly representing the genetic diversity of population were obtained by a software Biosys-2.0: N , A , P , H_o and H_e , which means sample size per locus, number of alleles per locus, percentage of loci polymorphic, observed heterozygosity and expected heterozygosity respectively. The calculating formula of these indexes was

基金项目: 中国科学院知识创新工程资助项目 (KSCX2-01-02)

收稿日期: 2001-05-23; 修订日期: 2002-03-15

作者简介: 王少丽 (1975~), 女, 河南人, 博士。主要从事昆虫生态和昆虫抗性分子遗传学方面的研究。

致谢: 中国科学院动物研究所叶镇清硕士在软件使用和结果处理方面给予极大帮助, 谨表衷心谢忱。

* 通讯作者: Author for correspondence

followed Wang Z R. Finally, genetic distance (D) and similarity coefficient were calculated and the dendrograms were generated from them.

As mentioned above, we have obtained the main conclusion that the genetic variabilities within populations are larger than that of among populations (about 15 times) and the genetic variabilities in Wuhan is the largest among the selected populations. It is likely that the insecticide-applying histories are different in different geographic areas. The diamondback moth mainly spreads relying on the transport of cruciferous vegetables from one place to another, so the genetic diversities among populations are small. Compared with it, the genetic variabilities within populations were much more larger, which showed that the specific-gene of diamondback moth among different geographies flowed very frequently. Based on those observations, some management strategies on insecticides resistance were brought about.

Comparisons of our results with the data reported in the literatures indicate the allozymes were generally evolving under habitat-differential selection, but the precise balance of migration and selection that determines equilibrium allele frequencies varies greatly across China. Considering the allozymes loci obtained from starch electrophoresis are very limited, further studies to verify and supply the results were discussed.

Key words:allozyme; *Plutella xylostella*; starch eletrophoresis; Biosys2.0; genetic variability

文章编号:1000-0933(2002)10-1718-06 中图分类号:Q963 文献标识码:A

物种的遗传多样性是物种进化的动力,它可以通过形态特征、生理特征或 DNA 序列特征来体现,同工酶研究在研究群体的遗传变异和遗传分化的研究方面有着突出的优点^[1],因此在探讨昆虫种间的近缘关系、种或亚种的差异、种群结构、种下分化等方面有广泛的应用。姜仲雪等^[2]用 PAGE 法分析了秆野螟属(*Ostrinia*)5 个近缘种的 4 种同工酶,根据遗传距离法首次提出宁夏苍耳螟为欧洲玉米螟(*Ostrinia nubilalis*)的一个亚种的观点。Mallet^[3]用淀粉凝胶电泳测定了烟芽夜蛾(*Helithis virescens*)和美洲棉铃虫(*Helicoverpa. zea*)的自然种群的等位酶变异,目的是研究基因流动、抗药性和类群内进化关系。

小菜蛾是十字花科蔬菜上的主要害虫。1953 年就开始报道它对化学农药的抗药性^[4],截止目前为止,它已对 50 多种杀虫剂均产生了不同程度的抗药性^[5]。对不同地区小菜蛾的遗传分化和基因流动研究较少,不同地区因为施药历史的不同,其对各种不同杀虫剂的抗药性也会有所不同。对不同地区小菜蛾的遗传分化程度大小和基因流动的研究较少,故研究不同地理种群小菜蛾体内等位酶的变化可有助于了解不同地区的小菜蛾抗性发展规律和基因流动在不同地理种群的抗性发展中的作用。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试小菜蛾 各供试的小菜蛾种群的采集情况见下表。其中北京种群是由动物所有害生物研究中心抗性分子遗传学组采集,另外 3 个种群由中国农业大学的高希武教授提供。

表 1 本研究中所用的不同的小菜蛾种群
Table 1 The different populations of diamondback moth included in the study

种群代号 Population No.	种群名称 Name of population	采集地点 Location
YN	云南种群 Yunnan population	云南 Yunnan
BJ	北京种群 Beijing population	北京郊区菜田 Beijing
HB	河北种群 Hebei population	河北宣化 Xuanhua, Hebei
WH	武汉种群 Wuhan population	武汉菜田 Wuhan

各小菜蛾种群采集之后在室内饲养,挑选 4 龄的小菜蛾幼虫;对照品系是致倦库蚊 Selex 品系,采自美国加州野外,对有机磷杀虫剂有一定的抗性。各种群经液氮速冻后,在-70℃冰箱中保存待用。

1.1.2 供试试剂 水解淀粉(starch hydrolized),法国科学家科学与进化研究所产品,苹果酸(Malic acid)德国 Merch 公司产品,固蓝 RR 盐(fast blue RR salt)万方数据 辅酶 I (NAD)、辅酶 II (NADP)、吩嗪甲硫酸(Phenazine methosulfate,

PMS)、氮兰四唑 (Tetrazolium nitro blue, NBT)、噻唑蓝 (Tetrazolium salt, MTT)、磷酸甘油 (α -D, L-Glycerophosphate)、琼脂糖 (Ⅱ 型) 均为 Sigma 公司产品, Tris, 加拿大 Sangon 公司产品, α , β -乙酸萘酯为分析纯。

1.2 方法

1.2.1 水平切片淀粉凝胶电泳 电泳方法参照 Pasteur 等^[6]的方法进行。采用 TME (Tris-Malate-EDTA) (Tris 0.1mol/L, Malic anhydride [苹果酸酐] 0.1mol/L, EDTA 0.01mol/L, $MgCl_2$ 0.01mol/L。用 NaOH 调 pH 值到 7.4) 作为电极缓冲液。选取单个小菜蛾 4 龄幼虫作为样品, 加 10 μ l 双蒸水研磨, 用 Whatman-3 号滤纸作成的纸沁子吸取研磨液, 上样, 使用“SG-ZW”型 250ml 水平切片电泳槽在 4℃ 冰箱中进行电泳, 稳压在 200V, 4~6h。

1.2.2 谱带的分析与数据处理 参照标准品系 Selex 的谱带, 确定不同种群小菜蛾的酶谱及其基因型。对每个位点的不同等位基因, 按从阴极到阳极的次序用 1, 2, ... 表示。

通过对电泳结果的酶谱分析与记录, 按 Biosys2.0^[7]要求的格式编制输入文件, 运行程序并获得了二倍体基因型频率进而计算得到基因频率以及下列种群遗传学参数: (1) 多态位点百分数 P ; (2) 平均每个位点等位基因数 A ; (3) 杂合度观测值 H_o ; (4) 杂合度期望值 H_e ; (5) 遗传距离和相似性系数; (6) F -统计量 (F -Statistic) (7) 种群内和种群间的基因多样性指标 (Dst , Gst , Ht 和 Hs)。

2 结果与分析

实验获得了 3 个酶系统 5 个基因位点的资料。各位点的等位基因频率的计算方法参见 Nei^[8]的公式中, 以基因位点 A 的指定的等位基因 (i) 的频率 (q_i) 为例: $q_i = (2n_{ii} + \sum n_{ij}) / (2N) (i \neq j)$, 其中, n_{ii} = 具有纯合 $a_i a_i$ 基因型的个体数, n_{ij} = 具有杂合 $a_i a_j$ 基因型的个体数, N = 个体总数, 结果见表 2。

由表 1 可以看出, 各种群中都表现为多态位点, 等位基因数在 5~10 之间, 最大的等位基因数为 10 (位点为 ME 和 $MDH-1$)。

2.1 种群内的遗传多样性分析

根据各位点的等位基因频率 (表 2), 运行 Biosys2.0 得出了反映群体遗传变异的 4 个指标 (表 3)。其中多态位点的百分数 $P = (k/n) \times 100\%$, k 是多态位点的数目, n 是所测定位点的总数, 等位基因出现的频率不超过 0.95 时可被看作多态位点; 每个位点的平均等位基因数 $A = (A_1 + A_2 + \dots + A_n) / n$, A_i 是第 i 个位点的等位基因数, n 的意义同上; 这些参数以及下面各参数的具体计算方法可详见王中仁^[1]的“遗传学计算”章节。

由表 3 可以看出, 小菜蛾各种群的多态位点百分数 P 非常高, 均为 100, 各种群的平均等位基因数也都比较大, 分别为 4.8、4.6、5.4 和 6.0, 这表明各位点的等位基因数也呈现出较高的遗传多样性, 最大的是武汉种群 ($A = 6.0$)。平均杂合度期望值 H_e 可以反映各种群的等位基因的多样性大小, 也就是“基因多样性指标”^[8]。在所选的 4 个种群中, 最高的 H_e (0.532) 是武汉种群, 最低的是北京种群 (0.396), 河北和云南种群介于二者之间, 表明北京种群的遗传变异程度较小, 武汉种群内的遗传多样性最大。从杂合度观测值 H_o 可以看出, 武汉种群 (0.569) 远远大于云南种群 (0.070), 这表明武汉种群小菜蛾中的基因最为丰富。

2.2 种群间的遗传多样性分析

由 Biosys 给出的各位点的 F -statistics 的值 (表 4), 根据 Nei^[9]的公式: $F(IS) = (H_s - H_o) / H_s$, $F(IT) = (H_t - H_o) / H_t$, $F(ST) = (H_t - H_s) / H_t$, $Dst = H_t - H_s$, $Gst = (H_t - H_s) / H_t$ 得出各种群的基因多样性指标 (表 5)。其中 H_s , Dst , H_t , Gst 分别表示种群内基因多样性、种群间基因多样性、总基因多样性和种群间基因多样性占总基因多样性的比例。

分析上表得知, 各种群间的基因多样性很小, 最大的仅达 0.0833, 各种群内基因多样性约是种群间基因多样性的 15 倍 (0.5417/0.0358)。从基因分化系数 $F(ST)$ 来看, 各种群的基因分化程度也是群体内大于群体间的 (≤ 0.1123), 最多的也仅有约 10% 的变异量存在于群体间, 而大部分变异则存在于群体内。就各种群内的基因多样性来说, 位点 ME , $MDH-2$ 和 $MDH-1$ 对各种群的遗传多样性贡献较大 (大于 50%)。

2.2.1 相似性系数和遗传距离 由各种群中等位基因的数目和等位基因频率, 得到不同地理种群小菜蛾

的平均相似性系数和遗传距离(表 6)。

表 2 4 个小菜蛾种群中 5 个基因位点的等位基因频率

Table 2 Allele frequencies at 5 polymorphic loci in 4 populations of diamondback moth					
基因位点 Locus	位点数 <i>N</i>	群体 Population			
		云南 YN	北京 BJ	河北 HB	武汉 WH
<i>GPD</i>	(<i>N</i>)	100	134	79	77
	1	0.000	0.000	0.000	0.097
	2	0.020	0.000	0.000	0.045
	3	0.040	0.037	0.203	0.052
	4	0.785	0.925	0.791	0.805
<i>ME</i>	5	0.155	0.037	0.006	0.000
	(<i>N</i>)	138	136	114	78
	1	0.036	0.107	0.031	0.186
	2	0.072	0.132	0.066	0.154
	3	0.051	0.107	0.193	0.051
	4	0.703	0.577	0.399	0.564
	5	0.080	0.066	0.088	0.026
	6	0.058	0.011	0.158	0.006
	7	0.000	0.000	0.057	0.000
	8	0.000	0.000	0.004	0.000
<i>MDH-2</i>	9	0.000	0.000	0.000	0.013
	10	0.000	0.000	0.004	0.000
	(<i>N</i>)	134	90	103	76
	1	0.078	0.300	0.354	0.474
	2	0.026	0.000	0.000	0.020
	3	0.007	0.000	0.000	0.000
	4	0.627	0.594	0.456	0.441
	5	0.037	0.033	0.000	0.000
	6	0.224	0.072	0.184	0.039
	7	0.000	0.000	0.005	0.013
<i>MDH-3</i>	8	0.000	0.000	0.000	0.007
	9	0.000	0.000	0.000	0.007
	(<i>N</i>)	105	87	106	76
	1	0.057	0.138	0.024	0.184
	2	0.000	0.011	0.090	0.013
	3	0.029	0.000	0.005	0.007
	4	0.914	0.839	0.811	0.783
	5	0.000	0.000	0.028	0.000
	6	0.000	0.000	0.028	0.013
	7	0.000	0.011	0.014	0.000
<i>MDH-1</i>	(<i>N</i>)	92	87	83	56
	1	0.201	0.063	0.102	0.313
	2	0.250	0.063	0.096	0.027
	3	0.011	0.000	0.012	0.000
	4	0.516	0.782	0.789	0.277
	5	0.000	0.034	0.000	0.000
	6	0.000	0.034	0.000	0.000
	7	0.022	0.023	0.000	0.098
	8	0.000	0.000	0.000	0.009
	9	0.000	0.000	0.000	0.250
	10	0.000	0.000	0.000	0.027

* 等位基因按迁移率由小到大的顺序用数字编号,*N* 表示样本大小 Alleles are coded by a numeric letter as the *R_f* varied from low to high,*N* is the number of samples

由表 6 可以看出,小菜蛾 BJ,HB 种群间的遗传距离(0.026)最小,即北京和河北种群的基因交流比较广泛;其次是云南与北京种群间(0.045),遗传距离最大的是河北和武汉种群间(0.122),说明这两个地区的小菜蛾基因交流较广。相似性系数反映两个种群间的遗传一致性,由上表中相似性系数可得出与遗传距离一致的结论。

表 3 不同地理种群小菜蛾的遗传变异度量指标(括号内为标准误差)

Table 3 Statistics of genetic variation of diamondback moth in different geographies (standard errors in parentheses)

群体 Population	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>
云南 YN	113.8(9.3)	4.8(0.6)	100.0	0.070(0.061)	0.439(0.083)
北京 BJ	106.8(11.5)	4.6(0.6)	100.0	0.181(0.118)	0.396(0.088)
河北 HB	97.0(6.8)	5.4(1.1)	100.0	0.250(0.142)	0.486(0.090)
武汉 WH	72.6(4.2)	6.0(0.6)	100.0	0.567(0.139)	0.532(0.081)

* *N*, 每个位点的平均样本大小 Mean sample size per locus; *A*, 每个位点的平均等位基因数 Mean number of alleles per locus; *P*, 多态位点的百分数 Percentage of loci polymorphic; *Ho*, 平均杂合度观测值 Mean observed heterozygosity; *He*, 平均杂合度期望值 Mean expected heterozygosity

表 4 4 个种群各个位点的 Wright^[10]*F*-统计量分析

Table 4 Summary of <i>F</i> -statistics at all loci			
Locus	<i>F</i> (<i>IS</i>)	<i>F</i> (<i>ST</i>)	<i>F</i> (<i>IT</i>)
<i>GPD</i>	0.7943	0.0478	0.8041
<i>ME</i>	0.7980	0.0387	0.8058
<i>MDH-2</i>	-0.1069	0.0575	-0.0433
<i>MDH-3</i>	0.4358	0.0290	0.4522
<i>MDH-1</i>	0.6249	0.1123	0.6670
Mean	0.4826	0.0611	0.5142

表 5 根并正利^[8]的遗传多样性指标

Table 5 Nei's statistics of genetic diversity				
<i>Ho</i>	<i>Hs</i>	<i>Ht</i>	<i>Dst</i>	<i>Gst</i>
0.0706	0.3439	0.3612	0.0173	0.0479
0.1570	0.7772	0.8084	0.0312	0.0386
0.6853	0.6191	0.6569	0.0378	0.0575
0.1743	0.3089	0.3182	0.0093	0.0292
0.2473	0.6593	0.7426	0.0833	0.1122
0.2669	0.5417	0.5775	0.0358	0.0571

2.2.2 聚类分析 由表 6 中的平均相似性系数和遗传距离,利用 UPGMA (unweighted pair\|group method with arithmetic averaging) 得出小菜蛾 4 个种群的聚类图,见图 1 和图 2。

利用相似性系数和遗传距离得出的聚类图(图 1 和图 2),结果是一致的。北京和河北种群首先聚在一起,可能与这两个地区相临有关;然后与云南种群聚在一起,最后与武汉种群聚在一起。云南在地理位置上来说,距离这 3 个地区最远,但并不是最后才与它们聚类,可能由于蔬菜的运输加大了小菜蛾的基因交流,也与杀虫药剂的抗性有关。

表 6 4 个不同地理种群小菜蛾的相似性系数(下三角)和遗传距离(上三角)

Table 6 Matrix of similarity coefficient (below diagonal) and genetic distance (above diagonal)

群体 Population	YN	BJ	HB	WH
YN	* * * * *	0.045	0.075	0.100
BJ	0.956	* * * * *	0.026	0.082
HB	0.928	0.974	* * * * *	0.122
WH	0.905	0.921	0.886	* * * * *

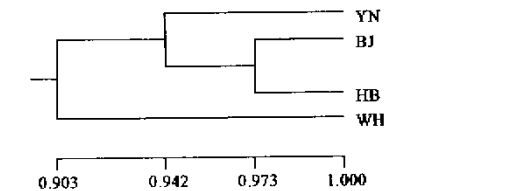


图 1 平均相似性系数聚类图

Fig. 1 Dendrogram generated by cluster analysis of similarity coefficient

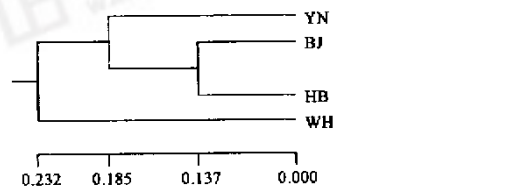


图 2 平均遗传距离聚类图

Fig. 2 Dendrogram generated by cluster analysis of genetic distance

3 讨论

有报道指出,小菜蛾的扩散范围为 3000km^[11],而不同种群的小菜蛾间的扩散与移动造成的后果是很明显的,在小菜蛾药剂处理区和未处理区间的基因交流可以稀释其抗性基因,从而延缓其抗性的发展。Michal^[12]曾对夏威夷的 13 个小菜蛾种群的基因流动进行研究,发现各小菜蛾种群间的基因流动是高速进行的,各种群内的基因多样性较大,他分析种群内高度的基因多样性可能是由各农户之间用药不同所造成的。乔传令^[13]也指出小菜蛾抗药性的发生、发展与用药情况、种类、频率和强度等呈正相关,不同的用药情

况将导致不同的抗性水平,这在一定程度上导致了小菜蛾不同地理种群内的特异性。

本研究中,所选小菜蛾种群内的基因多样性大于各种群间的基因多样性,这与 Michal^[12]的研究结果是一致的。从结果分析可以看出,各种群内的基因多样性大约是种群间基因多样性的 15 倍,各种群内表现极大的种群独特性,而且具有丰富的种内遗传变异性,而在不同的地理种群间,基因交流是相当广泛的。小菜蛾不属于迁飞性害虫,其基因的扩散很大程度上是依靠寄主的运输。各地理种群的施药历史是不同的,造成了小菜蛾的不同的解毒酶活性,这样各不同地理种群的小菜蛾就表现出独特的种内多样性。小菜蛾的寄主是十字花科蔬菜,而十字花科蔬菜的分布十分广泛,全国各地均有种植,地理位置的连续性造成了相邻地区间小菜蛾的基因交流的快速性和频繁性,在大面积范围内也是如此,所以很有可能形成种间的遗传多样性较小。

了解了不同地理种群的小菜蛾的种间遗传多样性性较小,对于小菜蛾的抗性治理来说很重要。抗性监测时需了解相邻地区的抗性对象及抗性程度,然后有目的地施药。针对不同地区小菜蛾中存在丰富的种内遗传多样性,在治理方面要坚持轮换施药,降低小菜蛾抗性上升的速度,但是在不同的地区间都需要注意间隔留下一部分敏感群体,以期在抗性基因流动时能有所稀释。由于南北地区蔬菜的相互之间运输,所以要特别注意施药的水平和次数,否则极可能使大面积的小菜蛾抗性发展。

由于同工酶分析所获得的位点非常有限,所以在小菜蛾的抗性群体的分析上绝不仅仅是有限的几种酶起作用,进一步的工作不仅是应增加检测的等位酶数目,更应该用分子生物学手段取得更多的基因位点来进行分析,求得更为确切的种群间进化关系和遗传关系。在群体分析上,所采用的种群较少,所以也不排除抗性等位基因较少时呈现出的一种随机事件,故相关的研究还需进一步进行。

参考文献

- [1] Wang Z R(王中仁) ed. *Plant Allozyme Analysis*(in Chinese). Beijing: Science Press, 1996. 145~163.
- [2] Jiang Z X(姜仲雪), Meng X F(孟祥锋). Studies on the isoenzymes of the five related species of *Ostrinia* insects and their application in classification. *Journal of He'nan Agricultural University*(in Chinese)(河南农业大学学报), 1994, **28**(1):1~7.
- [3] Mallet J A, Korman D G, Heckel, *et al.* Biochemical genetics of *Heliothis* and *Helicoverpa* (Lepidoptera: Noctuidae) and evidence for a founder event in *Helicoverpa zea*. *Ann. Entomol. Soc. Ame.*, 1993, **86**(2):189~197.
- [4] Ankersmit G W. DDT-resistance in *plutella maculipennis*(Cutis)(Lep.) in lava. *Bull. Entomol. Res.*, 1953, **44**: 421~425.
- [5] Yan Y C(闫艳春), Qiao C L(乔传令), Qian C F(钱传范). Advance in research for insecticide resistance of *Plutella xylostella* L.. *Entomological Knowledge*(in Chinese)(昆虫知识), 1997, **34**(5):310~313.
- [6] Pasteur N, Pasteur G, Catalan J, *et al.* *Practical isozyme genetics*. England: Ellis Horwood Limited, 1988. 84~149.
- [7] David L, Swofford, Richard B, *et al.* BIOSYS2.0-A computer Program for the Analysis of Allelic Variation in Genetics. D. L. Swofford. Illinois Natural History Survey, IL. USA, 1997.
- [8] Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 1978, **89**: 583~590.
- [9] Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. SCI. USA*, 1973, **70**(12): 3321~3323.
- [10] Wright B S and Cockerham C C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 1984, **38**:1358~1370.
- [11] Lorimer R I. Lepidoptera immigrant to Orkney in 1980. *Pro. Br. Entomol. Nat. Hist. Soc.*, 1981, **14**: 108~109.
- [12] Michal A C and Tabashnik B E. Allozymes used to estimate gene flow among population of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) in Hawaii. *Environ. Entomol.*, 1992, **21**(4): 808~816.
- [13] Qiao C L(乔传令), Wang J(王靖), Huang J(黄菁). Insecticide resistance and the genotype frequencies of genes in the diamondback moth (*Plutella xylostella* L.) from different populations. *Chinese Journal of Pesticide Science*(in Chinese)(农药学报), 2000, **2**(3): 25~29.