

Detection of Endosymbionts in Different *Bemisia tabaci* Populations and Their Effects on Whitefly Host*

Xia Xue, Shaojian Li, Jujian Chen, Shunxiang Ren, Baoli Qiu[#]

Department of Entomology, South China Agricultural University, Guangzhou
Email: [#]baileyqiu@scau.edu.cn

Received: Dec. 7th, 2011; revised: Dec. 12th, 2011; accepted: Dec. 20th, 2011

Abstract: The sweetpotato whitefly *Bemisia tabaci* (Gennadius) is a globally distributed agricultural pest. The species and infection rates of different endosymbionts in field and laboratory populations of *B. tabaci* B and Q biotypes were detected by molecular methods. Meanwhile, the endosymbionts in *B. tabaci* Q biotype lab population were inactivated with rifampicin, and then the biology of *Wolbachia* positive and negative populations of *B. tabaci* Q biotype were compared. Results indicated that all the populations of *B. tabaci* were infected by the primary endosymbiont *Candidatus Portiera aleyrodidarum*, regardless biotype or population habitat of field or lab, while the infection of secondary endosymbionts *Wolbachia* and *Arsenophonus* were marked different in various *B. tabaci* populations related to biotype and habitat. Inactivated with 1.0mg/ml rifampicin for 48 h, the infection of *Wolbachia* in *B. tabaci* Q biotype was completely eliminated, but no obvious effect on the *Candidatus* and *Arsenophonus* in all the whitefly populations. Treated by rifampicin, the fecundity of female adults reduced and the developmental time of F1 offspring extended. Results also showed that the elimination of *Wolbachia* in *B. tabaci* led to the increase of male progeny proportion. In general, our current study showed that endosymbionts varied in different *B. tabaci* populations from various habitats and *Wolbachia* has significant effects on the biology of its whitefly hosts.

Keywords: Endosymbiont; Habitat; *Bemisia tabaci*; Antibiotic; Biological Change

不同生境烟粉虱体内共生菌的检测及其对寄主生物学特性的影响*

薛 夏, 李绍建, 陈驹坚, 任顺祥, 邱宝利[#]

华南农业大学资源环境学院昆虫学系, 广州
Email: [#]baileyqiu@scau.edu.cn

收稿日期: 2011年12月7日; 修回日期: 2011年12月12日; 录用日期: 2011年12月20日

摘 要: 烟粉虱 *Bemisia tabaci* 是一种世界性分布的农业害虫。本文利用 PCR 扩增和 DNA 测序技术, 研究了野生和实验室饲养的烟粉虱 B 型和 Q 型种群内共生菌的感染情况; 并利用利福平对 Q 型烟粉虱实验室种群体内的共生菌进行了灭活处理, 就处理前后烟粉虱的生物学特性变化进行比较。研究表明, 所检测的的烟粉虱种群中均有初生共生菌 *Candidatus Portiera aleyrodidarum* 的感染, 而次生共生菌 *Wolbachia* 和杀雄菌 *Arsenophonus* 在不同生境下的烟粉虱种群内, 其感染率存在较大差异。利用 1.0 mg/ml 的利福平对饲养型的 Q 型烟粉虱成虫进行处理, 48 h 后处理样本体内 *Wolbachia* 的感染检测为阴性, 而初生共生菌 *Candidatus* 和杀雄菌 *Arsenophonus* 仍为阳性。共生菌灭活处理后, 烟粉虱成虫单雌产卵量明显下降, 由 36.9 粒/头下降至 26.4 粒/头; F1 代的发育历期延长, F1 代种群中雄性比例有较大幅度增加, 由对照种群中的 45.28% 上升至 58.06%。本文研究表明, 不同生境下, 烟粉虱

*基金项目: 教育部新世纪优秀人才支持计划项目(2011), 国家自然科学基金项目(31071732), 广东省岭南水果创新团队项目(LNSG-11)资助。
[#]通讯作者。

体内的共生菌类群存在差异, 次生共生菌 *Wolbachia* 对烟粉虱的发育、繁殖及种群性比等方面有着明显的影响。

关键词: 共生菌; 生境; 烟粉虱; 抗生素; 生物学改变

1. 引言

自然界中, 节肢动物与细菌共生是一种普遍存在的现象, 目前大约有 75% 以上的节肢动物体内含有共生菌^[1,2]。根据共生菌的生物学特性与进化史, 可以将其分为 2 类, 即初生共生菌(Primary endosymbiont)和次生共生菌(Secondary endosymbiont)^[3]。研究表明, 原生共生菌在寄主世代间进行严格的垂直传播, 主要是与寄主的生长发育与繁殖有关, 可以为寄主提供多种必需氨基酸、维生素等物质^[4-6]。同时, 该类共生菌与其寄主之间有着长久的协同进化关系, 其系统进化历史可以在一定程度上反映出其寄主昆虫的系统进化历程^[7,8]。

相对于原生共生菌来讲, 昆虫体内次生共生菌的种类丰富, 已经报道的包括 *Wolbachia*、*Cardinium*、*Arsenophonus*、*Rickettsia* 和 *Spiroplasma* 等^[9]。该类共生菌在其寄主体内感染时间较短, 和寄主的协同进化关系相对更短暂、更松散, 一种昆虫体内可以同时有多种次生共生菌存在^[10]。当前, 国内外对次生共生菌在其寄主体内的生理功能的研究较多。次生共生菌被认为与寄主的生殖有着密切的关系, 包括导致寄主在后代繁殖中细胞质不亲和(cytoplasmic incompatibility, CI)、诱导寄主孤雌生殖(parthenogenesis inducing, PI)、杀雄(male killing)及雌性化(feminizing)等。此外, 已有研究还发现, 次生共生菌的存在可以提高寄主的抗逆性、增强寄主对取食植物的适应性、以及帮助寄主防御天敌昆虫的寄生与捕食等功能^[10,11]。

烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius), 隶属半翅目(Hemiptera)、粉虱科(Aleyrodidae)、小粉虱属(*Bemisia*), 若虫和成虫均能危害植物, 通过其针状的刺吸式口器刺入植物的组织, 吸食植物的汁液, 影响植物的生长。同时, 烟粉虱在植物叶片上分泌大量蜜露, 很易滋生黑色煤污病菌导致煤污病发生, 不但影响植物的光合作用^[12,13], 也会污染植物和果实、降低其外观和品质。更为重要的是, 烟粉虱等粉虱种类是许多病毒病的重要传播媒介, 尤以双生病毒组的病毒最甚, 传毒种类

多达 110 余种^[14]。

在众多次生共生菌中, *Wolbachia* 是广泛分布于节肢动物体内的一类共生细菌, 它可以通过诱导宿主胞质不亲和、孤雌生殖、雌性化和雄性致死等来调控宿主的生殖方式, 被认为与性别决定和物种形成等重要生物学问题密切相关^[15]。根据报道, *Wolbachia* 在烟粉虱不同生物型或地理种群的宿主分布具有显著差异, 其中具有较强入侵性的烟粉虱 B 型的感染率低, 而入侵性相对较差的烟粉虱生物型感染率则较高^[16]。此外, 本实验室的初步研究结果表明, 不同的生态环境条件下的烟粉虱种群, 其所携带的共生菌类群也存在着种类以及数量上的差异, 这种差异又会反过来影响烟粉虱寄主本身的生物学特性。

为了进一步阐明这种现象, 我们以野外与室内两种小生境下 Q 型和 B 型烟粉虱(分别属于 Mediterranean 和 Middle East-Asia Minor 1 隐种)为研究对象, 对其体内的共生菌类群进行了检测, 并以 Q 型烟粉虱为研究目标, 比较了共生菌 *Wolbachia* 灭活前后, 烟粉虱种群的生物学特性变化, 以期增进人们对共生菌生理功能的了解与认识。

2. 材料与方法

2.1. 试验材料

2.1.1. 供试植物

豇豆(*Vigna unguiculata*), 钵栽, 待 6~8 片真叶时供试验使用。

2.1.2. 供试虫源

烟粉虱 Q 型野生种群, 2011 年 4 月采集于广东省东莞市香蕉蔬菜所基地的辣椒作物上; 饲养型种群为教育部生物防治工程研究中心继代保存种群, 2006 年采集于江苏省南通市辣椒作物上。烟粉虱 B 型野生种群, 2011 年 4 月采集于广东省江门市鹤山蔬菜基地的茄子上; 饲养型种群为本研究中心继代保存种群, 2005 年采集于华南农业大学教学实习农场, 寄主为茄子。

2.1.3. 实验用试剂

PCR 产物纯化试剂盒 QIAquick Gel Extraction Kit; 蛋白酶 K; Ex-Taq polymerase, 25 mmol/L MgCl₂, 10 × PCR buffer, dNTPs(10 mmol/L), 100 bp 分子量标记等购自大连宝生物工程公司; 苯酚、氯仿、异戊醇、醋酸钠、利福平等化学试剂购自广州威佳科技有限公司。

2.2. 试验方法

2.2.1. 野生型和饲养型烟粉虱种群共生菌检测

2.2.1.1. 烟粉虱总 DNA 的提取

挑取单头野生型或饲养型烟粉虱, 经双蒸水充分洗涤后置于 0.5 mL 离心管中, 每管加入 3 μL 提取裂解液(1% SDS, 1% Triton-x100, 1 mM MgCl₂; 10 mM Tris-Cl pH7.4), 充分研磨匀浆, 并补足裂解液至 30 μL, 然后放入 56°C 恒温水浴锅中裂解 2~3 h, 最后 95°C 恒温水浴锅中 10 min 灭活蛋白酶 K, 置于 -20°C 冰箱中保存备用。

2.2.1.2. 烟粉虱体内共生菌种类及感染率的 PCR 检测

对于烟粉虱 Q 型、B 型的野生与饲养种群, 随机各自挑取 20 头成虫, 单头提取其 DNA, 按照下列程序(表 1)进行初生共生菌 *Protiera aleyrodidarum*、次生共生菌 *Wolbachia supergroup A* 和 B、杀雄菌的检测。各 PCR 产物经克隆酶切后送至测序公司进行序列测定, 并在 GenBank 进行序列比对。记录不同烟粉虱种

群中被各种共生菌感染的个体数量。

2.2.2. 不同烟粉虱种群体内共生菌的灭活

根据前期试验筛选结果, 配制 1.0 mg/ml 的利福平溶液, 随机选取羽化后 2~4 天的饲养型 Q 型烟粉虱成虫若干, 利用设计的共生菌灭活饲喂装置(薛夏等, 另文发表)对其进行次生共生菌灭活处理, 分别于 12 h 和 48 h 后收集处理过的烟粉虱成虫, 再次利用 PCR 对其进行共生菌检测, 以确定利福平对 *Wolbachia* 和 *Arsenophonus* 杀雄菌等共生菌的灭活效果。

2.2.3. 共生菌灭活前后不同烟粉虱种群生物学特性比较

种植试验用豇豆苗, 要求长势良好、清洁、无昆虫为害, 长至 6~8 片真叶时用于实验。选取 20 株豇豆苗, 每株选取两片大而伸展的真叶, 对每片叶子分别进行标记。其中 10 株苗用于饲养型烟粉虱(lab population)生物学实验(即试验重复 5 组, 每组 4 个叶片处理), 标记为 LP1-20; 另外 10 株苗用于野生型烟粉虱(wild population)生物学实验, 标记为 WP1-20。试验时, 在每片标记的豇豆叶片上套袋接入 Q 型 WP 或 LP 烟粉虱成虫, 25 对/叶片, 待烟粉虱产卵 24 h 后, 将接入的成虫赶走, 记录 WP 和 LP 烟粉虱成虫的产卵量, 每个叶片随机选留 100 粒卵用于后代各龄期的发育历期、存活率、成虫性比及寿命等生物学数据研究。收集经共生菌灭活处理的 WP 和 LP 烟粉虱成虫, 重复上述实验, 以比较 *Wolbachia* 灭活前后两个 Q 型烟粉虱种群在生物学特性上的变化。

Table 1. The protocols and primers of PCR for endosymbiont detection
表 1. 三种共生菌检测的 PCR 引物及扩增程序

共生菌种类	PCR 引物及扩增程序	参考文献
Candidatus	上游引物: 5'-TGC AAG TCG AGC GGC ATC AT-3' 下游引物: 5'-AAA GTT CCC GCC TTA TGC GT-3' 95°C 预变性 4 min, 然后 95°C 1 min, 50°C 1 min, 72°C 2 min, 运行 30 个循环, 72°C 延伸 4 min。	[17]
Arsenophonus	上游引物: 5'-CGTTTGATGAATTCATAGTCAAA-3' 下游引物: 5'-GGTCCTCCAGTTAGTGTACCCAAC-3' 95°C 预变性 4 min, 然后 95°C 30 s, 60°C 30 s, 72°C 45 s, 执行 35 个循环, 72°C 延伸 4 min。	[18]
Wolbachia supergroup A	上游引物: 5'-CTC AAG CAC TAG AAA AGTCG-3' 下游引物: 5'-TTA GCT CCT TCG CTT ACCTG-3' 94°C 预变性 2 min, 然后 94°C 1 min, 55°C 1 min, 72°C 2 min, 执行 40 个循环, 72°C 延伸 5 min。	[15]
Wolbachia supergroup B	上游引物: 5'-CCG ATG CTC AAG CGTTAGAG-3' 下游引物: 5'-CCA CTT AAC TCT TTCGTTTG-3' 94°C 预变性 2 min, 然后 94°C 1 min, 55°C 1 min, 72°C 2 min, 执行 40 个循环, 72°C 延伸 5 min。	[15]

2.3. 数据处理

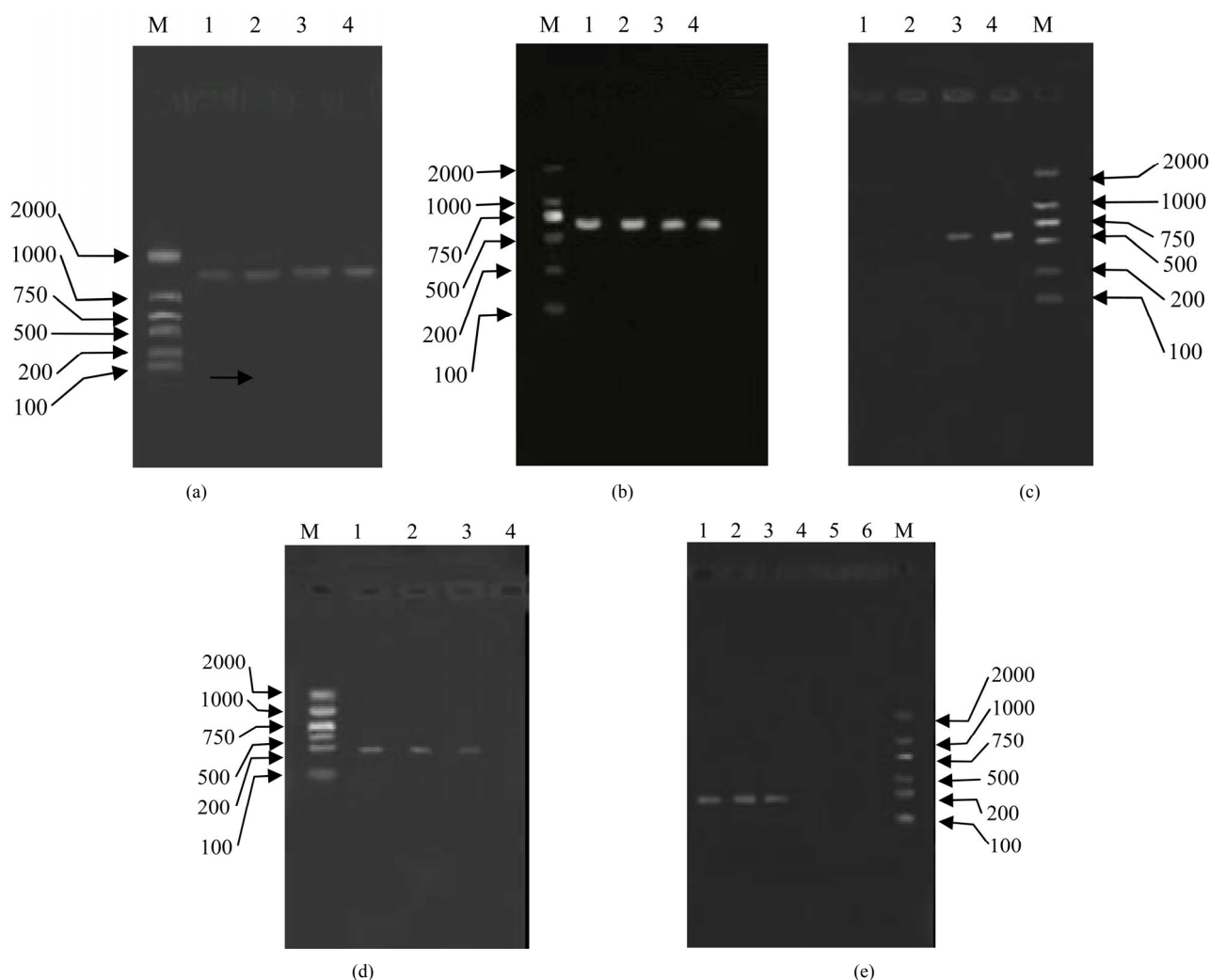
利用 SAS 软件(Version 6.12)的 One-way ANOVA 的方法(文中无相关分析), 分析烟粉虱的产卵量、各龄期的发育历期、存活率、成虫性比及寿命等的差异; 利用 T 检验、显著差数法比较分析不同烟粉虱种群、同一种群 *Wolbachia* 灭活前后生物学特性的差异。

3. 结果与分析

3.1. 不同烟粉虱种群体内共生菌类群的 PCR 检测

利用 PCR 扩增及 DNA 测序技术, 对烟粉虱 B 型、

Q 型的野生种群和实验室种群体内三种共生菌的检测结果表明, 无论是饲养型还是野生型的 B 型与 Q 型烟粉虱种群体内, 都有初生共生菌 *Candidatus Portiera aleyrodidarum* 的存在(图 1(a))。在野生型的 B 型、野生型及饲养型的 Q 型烟粉虱中, 都有 *Wolbachia* 共生菌的感染(图 1(b)), 而在饲养型的 B 型烟粉虱中未检测到有 *Wolbachia* 共生菌存在(图 1(c))。杀雄菌 *Arsenophonus* 的检测结果表明, 野生型和饲养型的 Q 型烟粉虱种群与饲养型的 B 型烟粉虱种群体内都有杀雄菌 *Arsenophonus* 感染, 而野生型的 B 型烟粉虱中未检测到有 *Arsenophonus* 存在(图 1(d), (e)), 另外, 图 1(d) 中两



(a) 不同烟粉虱种群体内初生共生菌 *Candidatus* 检测; M 为 2000 bp 的分子量标记, 1-4 分别为野生型和饲养型的 B 型烟粉虱、野生型和饲养型的 Q 型烟粉虱; (b) 野生型 B/Q 型烟粉虱种群体内共生菌 *Wolbachia* 检测; M 为 2000 bp 的分子量标记, 1-2 为野生型的 B 型烟粉虱, 3-4 为野生型的 Q 型烟粉虱; (c) 饲养型 B/Q 型烟粉虱种群体内共生菌 *Wolbachia* 检测; M 为 2000 bp 的分子量标记, 1-2 为饲养型的 B 型烟粉虱, 3-4 为饲养型的 Q 型烟粉虱; (d) 饲养型 B/Q 烟粉虱种群体内杀雄菌 *Arsenophonus* 检测; M 为 2000 bp 的分子量标记, 1-2 为饲养的 Q 型烟粉虱, 3-4 为饲养型的 B 型烟粉虱; (e) 野生型 B/Q 烟粉虱种群体内杀雄菌 *Arsenophonus* 检测; M 为 2000 bp 的分子量标记, 1-3 为野生型的 Q 型烟粉虱, 4-6 为野生型的 B 型烟粉虱。

图 1. 不同烟粉虱种群体内三种共生菌的检测结果

Figure 1. The detection of three endosymbionts in different *B. tabaci* populations

个饲养型 B 型烟粉虱样本只有一个呈杀雄菌阳性感染)。

对不同烟粉虱种群体内三种共生菌的感染率检测结果表明, 不论是野生还是饲养的烟粉虱种群, B 和 Q 型种群体内初生共生菌 *Candidatus Portiera aleyrodidarum* 的感染率均为 100%; 对于杀雄菌 *Arsenophonus* 和 *Wolbachia* 的感染率, 饲养型和野生型的 Q 型烟粉虱种群明显高于饲养型和野生型的 B 型种群(表 2)。而杀雄菌在野生型 B 型烟粉虱种群中、*Wolbachia* 在饲养型 B 型烟粉虱种群中的感染率均为 0。

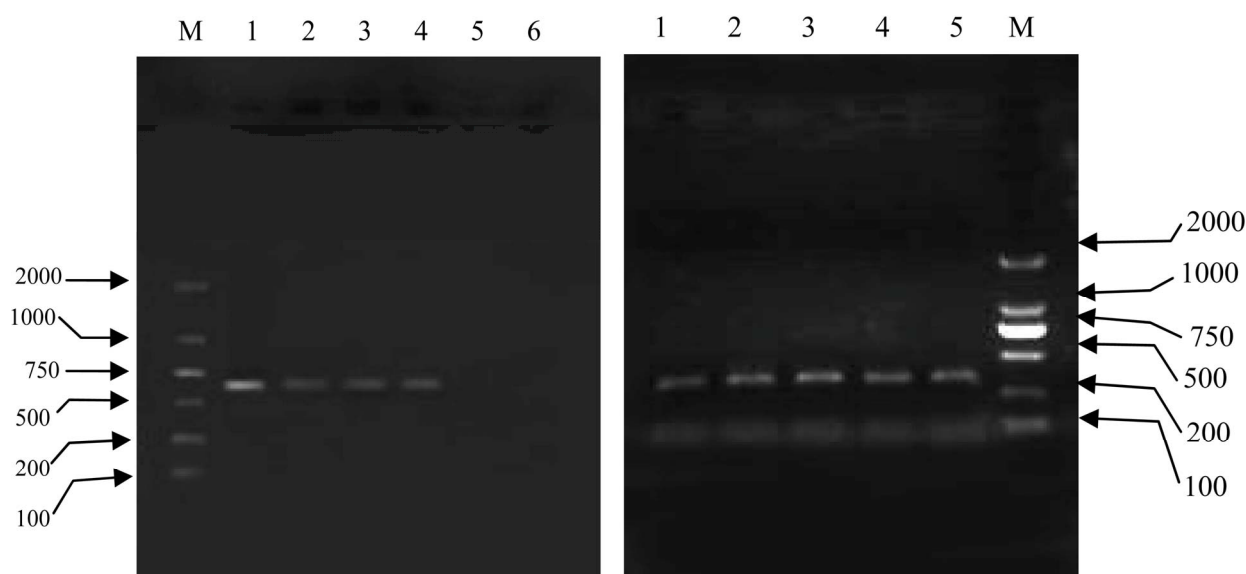
3.2. 不同烟粉虱种群体内共生菌的灭活

PCR 检测结果表明, 利用 1.0 mg/ml 利福平溶液, 对饲养型 Q 型烟粉虱饲喂 12 h 后, 其体内仍然有 *Wolbachia* 共生菌的存在, 而饲喂处理 48 h 后, Q 型烟粉虱样本体内的 *Wolbachia* 感染为阴性, 灭活效果理想(图 2(a))。利用 1.0 mg/ml 利福平溶液对 Q 型烟粉虱体内杀雄菌的灭活检测结果显示, 无论是 12 h 还是 48 h 的灭活处理, 都不能除去烟粉虱样本体内的杀雄菌(图 2(b))。

Table 2. The infection rate of three endosymbionts in different *B. tabaci* populations
表 2. 不同烟粉虱种群体内三种共生菌的感染率检测

烟粉虱种群	生物型	初生共生菌 <i>Candidatus</i>		杀雄菌 <i>Arsenophonus</i>		<i>Wolbachia</i> supergroup A		<i>Wolbachia</i> supergroup B	
		感染现状	感染率(%)	感染现状	感染率(%)	感染现状	感染率(%)	感染现状	感染率(%)
饲养型 LP	Q	+(20/20)	100.0	+(16/20)	80.0	+(20/20)	100.0	+(20/20)	100.0
	B	+(20/20)	100.0	+(10/20)	50.0	+(10/20)	50.0	-(0/20)	0
野生型 WP	Q	+(20/20)	100.0	+(13/20)	65.0	+(16/20)	80.0	+(10/20)	50.0
	B	+(20/20)	100.0	-(0/20)	0	+(7/20)	35.0	+(7/20)	35.0

注：“-”表示检测结果为阴性，“+”：表示检测结果为阳性；括号内数字为阳性个体/总检测个体。



(a) 灭活处理后各种群烟粉虱种群体内共生菌 *Wolbachia* 检测

(b) 灭活后各种群烟粉虱种群体内杀雄菌的检测

图 2. 利福平灭活处理后饲养型 Q 型烟粉虱体内 *Wolbachia* 和杀雄菌的检测结果

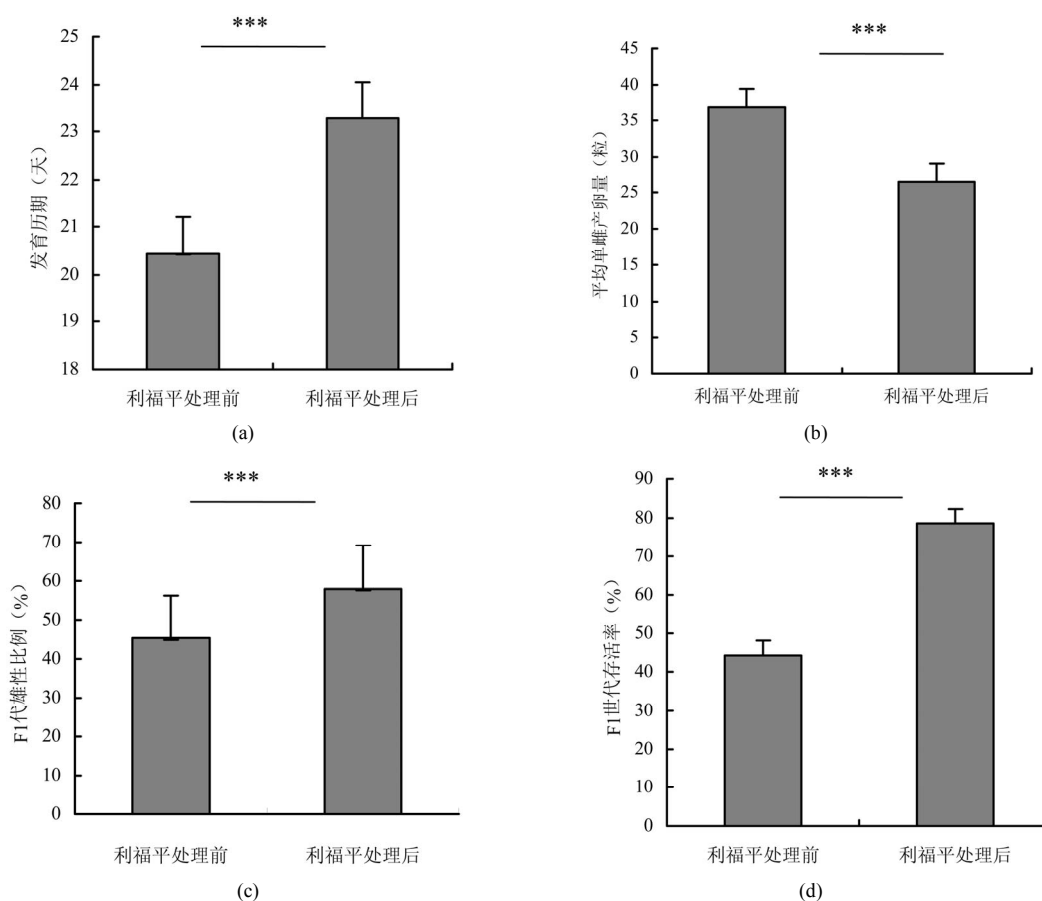
Figure 2. The detection of *Wolbachia* and *Arsenophonus* in the Q biotype *B. tabaci* lab population after antibiotic treatment with rifampicin

3.3. 共生菌灭活前后不同烟粉虱种群生物学特性比较

共生菌灭活前后, 饲养型 Q 型烟粉虱种群生物学特性变化的研究结果表明, 成虫经 1.0 mg/ml 利福平处理 48h 后, 其后代在发育、存活、繁殖及性比等方面都有着明显的改变, 包括: 与未经 *Wolbachia* 灭活处理的烟粉虱种群相比, 其世代发育历期显著延长($P = 0.0087$), 由 20.4 d 延长至 23.3 d(图 3(a)); 后代前五天内单雌产卵量明显下降($P = 0.0016$), 由 36.9 粒/头下降至 26.4 粒/头(图 3(b)); 同时, F1 代种群中, 雄性比例有较大幅度增加, 由对照种群中的 45.28% 上升至 58.06%(图 3(c)), 对照组与处理组相比达到显著差异水平($P = 0.0033$); 在世代存活率方面, 灭活 *Wolbachia* 后, Q 型烟粉虱后代的世代存活率有所上升, 由 44.32% 升至 78.53%(图 3(d)), 差异同样达到显著水平($P = 0.0010$)。

4. 讨论

由野生型和饲养型烟粉虱种群感染的共生菌种类检测结果可知, 无论从量还是从种类上, 两个种群感染的共生菌都存在着较大的差异。研究结果表明: 1) 不同生境下, Q 和 B 型烟粉虱种群的初生共生菌感染率均为 100%, 该结果符合初生共生菌和寄主之间的协同进化特征。然而不同烟粉虱种群内次生共生菌的感染就存在差异, 例如, 饲养型 Q 型和 B 型种群的 *Wolbachia* A 群组(Supergroup A)感染率分别为 100% 和 50%, B 群组(Supergroup B)的感染率分别为在饲养型 Q 型种群中为 100%, 而在饲养型 B 型种群未检测到感染; 杀雄菌的感染率则分别为 80% 和 50%。2) 在同一生境下, Q 型种群的次生共生菌感染率明显高于 B 型种群, 对于杀雄菌, B 型种群未检测到感染, 而 Q 型种群则检出率达到 65%。我们的研究表明, 烟粉虱种群所感染的共生菌是可以受到其生境的影响



“***”表示在 $P < 0.01$ 水平上差异显著。

图 3. 共生菌灭活前后不同烟粉虱种群生物学特性比较

Figure 3. Biology comparison of the *B. tabaci* Q biotype populations under treatment with and without antibiotic

而发生差异的。已有研究表明, 蚜虫种群的共生菌的种类会因室内长期饲养而改变^[19], 同时, 蚜虫的次级共生菌可因细菌类群和环境条件不同而对宿主的生态适合度产生正效应、负效应或无效应^[20-22]。本研究中所指的生境条件, 除了气候条件之外, 还包括共生菌宿主昆虫的寄主植物种类、宿主天敌种类和丰度等。例如 Oliver 等(2008)^[23]研究了不同生境下的蚜虫种群所感染的共生菌情况, 并得出结论指出生境中寄生天敌种群密度高的蚜虫种群, 受共生菌的感染率也明显高于生活在寄生天敌较少生境下的蚜虫种群。根据共生菌母系遗传的特性, 结合数学模型分析, 我们推测 *Wolbachia* 在传播初期是从一个极低感染率的起点开始扩散的, 通过降低不同生境、不同生物型种群之间的生殖隔离以及帮助寄主抵抗天敌等干扰作用, 达到自身的扩散^[24]。这些观点都直接或者间接说明了, 不同生境下的昆虫对共生菌的感染率是存在地区性差异的, 并且这种差异是可以改变的, 一个种群感染携带的共生菌可以根据生境中某种因素的诱导发生种类和感染率的改变, 以更好的适应环境竞争。

在本研究中, 实验室生境下的烟粉虱种群的发育历期出现延长, 雄性比率高于野生型烟粉虱种群; 在成虫的寿命方面, 野生型烟粉虱明显长于实验室饲养的烟粉虱; 用 1.0 mg/ml 的利福平处理 48 h 后的烟粉虱种群特征出现了明显变化: 烟粉虱种群抵抗寄生天敌的机制明显减弱, 双斑蚜小蜂对其的寄生率上升一倍以上(薛夏等, 另文发表), 另外出现了 F1 代成虫体长减小, 寿命缩短, 雄性比上升的现象。我们的实验结果再次证实, 内共生菌 *Wolbachia* 会对寄主产生生理上的干扰作用^[15]。另一方面, 已有研究表明, 蚜虫体内含有的初级内共生菌 *Buchnera aphidicola* 能为宿主提供必需的营养物质来维持宿主的生长发育及繁殖^[25]。因此, 可以推测本研究中在各个烟粉虱种群中普遍存在的初级内共生菌 *Candidatus* 也可能与烟粉虱生长、发育与繁殖有关^[17]。

不同生境的烟粉虱种群对于各种共生菌, 不论从种类上还是数量上都存在较大差异, 结合对不同烟粉虱自然种群和人为诱导后的烟粉虱种群的生物学特性变化研究结果推测, 不同生境下不同烟粉虱种群的入侵、传播病毒能力以及自身防御能力的强弱差别都可能与其所感染的共生菌有很大的联系。对于一个昆虫种群来说, 不同生态环境中的天敌种群密度, 食物

作物的丰度以及生态环境本身的参数(温度; 湿度; 光照)都会对其种群的发育和进化造成影响, 也正是因为不同地理环境的长期作用加速了一个种群的不同生物型的产生, 以及它们之间的生殖隔离和生物学特性的差异进化^[26]。烟粉虱本身就是一个种的复合(species complex), 不同的生境下各个隐种携带并遗传的共生菌又会加速烟粉虱种群的特异性, 这种相互干扰作用的机制还有待进一步研究。本研究的试验结果表明, 次生共生菌的雌性化, 胞质不亲和, 抵抗病原体和天敌寄生的作用在对其寄主烟粉虱有着积极的影响的同时, 也有负面的影响, 如发育历期延长, 繁殖力降低等, 利用抗生素处理后的烟粉虱种群的生物学特性的改变恰恰证实了这一推测。

参考文献 (References)

- [1] S. L. O'Neill, R. Giordano, A. Colbert, et al. 16S rRNA phylogenetic analysis of the bacterial endosymbionts associated with cytoplasmic incompatibility in insects. *PNAS*, 1992, 89(7): 2699-2702.
- [2] J. H. Werren, W. Zhang and L. R. Guo. Evolution and phylogeny of *Wolbachia*: Reproductive parasites of arthropod. *Proceedings of Biology Science*, 1995, 261(1360): 55-63.
- [3] A. Nirgianaki, G. K. Banks and S. R. Rrohlich. *Wolbachia* infections of the whitefly *Bemisia tabaci*. *Current Microbiology*, 2003, 47(2): 93-101.
- [4] P. Buchner. *Endosymbiosis of animals with plant microorganisms*. New York: International Science, 1965.
- [5] L. Akman, A. Yamashita, H. Watanabe, et al. Genome sequence of the endocellular obligate symbiont of tsetse flies, *Wigglesworthia glossinidia*. *Natural Genetic*. 2002, 32: 402-407.
- [6] D. Wu, S. C. Daugherty, S. E. van Aken, et al. Metabolic complementarity and genomics of the dual bacterial symbiosis of sharpshooters. *PLoS Biology*, 2006, 4(6): 188.
- [7] S. Aksoy. Control of tsetse flies and trypanosomes using molecular genetics. *Veterinary Parasitology*, 2003, 115(2): 125-145.
- [8] P. Baumann. Biogogy of bacteriocyter-associated endosymbionts of plants sap-sucking insects. *Annual Review of Microbiology*, 2005, 59: 155-189.
- [9] O. Duron, D. Bouchon, S. Boutin, et al. The diversity of reproductive parasites among arthropods: *Wolbachia* do not walk alone. *BMC Biology*, 2008, 6: 27.
- [10] A. E. Douglas. Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: Aphids and their symbiotic bacteria *Buchnera*. *Annual Review of Entomology*, 1998, 43(1): 17-37.
- [11] S. Siozios, P. Sapountzis, P. Ioannidis, et al. *Wolbachia* symbiosis and insect immune response. *Insect Science*, 2008, 15: 89-100.
- [12] P. J. De Barro. *Bemisia tabaci* biotype B: A review of its biology, distribution and control. Technical Paper No. 36, 1995.
- [13] M. R. V. Oliveira, T. J. Henneberry and P. Anderson. History, current status, and collaborative research projects for *Bemisia tabaci*. *Crop Protection*, 2001, 20: 709-723.
- [14] R. D. Jones. Plant viruses transmitted by whiteflies. *European Journal of Plant Pathology*, 2003, 109: 195-219.
- [15] J. H. Werren. Biology of *Wolbachia*. *Annual Review of Entomology*, 1997, 42: 587-609.
- [16] 褚栋, 张友军, 毕玉平等. *Wolbachia* 属共生菌及其对节肢动物宿主适合度的影响[J]. *微生物学报*, 2005, 45(5): 817-820.
- [17] E. Zchori-Fein, J. K. Brown. Diversity of prokaryotes associated with *Bemisia tabaci* (Genn.) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Annal En-*

- tomology Society of America, 2002, 95(6): 711-718.
- [18] M. L. Thao, P. Baumann. Evolutionary relationships of primary prokaryotic endosymbionts of Whiteflies and their hosts. *Apply Environmental Microbiology*, 2004, 70(6): 3401-3406.
- [19] J. W. S. Domingo, M. G. K. Aufman, M. J. Klug, et al. Characterization of the cricket hindgut microbiota with fluorescently labelled rRNA2 targeted oligonucleotide probes. *Apply Environmental Microbiology*, 1998, 64(2): 752.
- [20] A. E. Douglas, A. C. Darby, L. M. Birkle, et al. The ecological significance of symbiotic microorganisms in animal sperspectives from the microbita of aphids. In: R. M. Hails, J. Beringer, H. C. J. Godfray, Eds., *General environment*. Oxford: Blackwell Publishing, 2002: 306-3251.
- [21] C. B. Montllor, A. Maxmen and A. H. Purcell. Facultative bacterial endosymbionts benefit pea aphid bacterial symbionts *Acyrtosiphon pisum* under heat stress. *Ecological Entomology*, 2002, 27(2): 189-195.
- [22] A. C. Darby, C. R. Tosh, K. F. A. Walters, et al. The significance of a facultative bacterium to natural populations of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Ecological Entomology*, 2003, 28: 145-1501.
- [23] K. M. Oliver, J. Campos, N. A. Moran, et al. Population dynamics of defensive symbionts in aphids. *Proceeding of Royal Society of London, Series B. Biological Sciences*, 2008, 275: 293-299.
- [24] A. Vincent, A. Jansen, T. Michael, et al. Stochastic spread of *Wolbachia*. *Proceedings of Royal Society of London, Series B. Biological Sciences*, 2008, 275(1652): 2769-2776.
- [25] R. Koga, T. Tsuchida and T. Fukatsu. Changing partners in an obligate symbiosis: A facultative endosymbiont can compensate for loss of the essential endosymbiont *Buchnera* in an aphid. *Proceedings of Royal Society of London, Series B. Biological Sciences*, 2003, 270(1533): 2543-25501.
- [26] L. Hughd. Rapid genetic changes in natural insect populations. *Ecological Entomology*, 2010, 35: 155-164.