应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2015, 52(1): 135−142. DOI: 10.7679/j.issn.2095−1353.2015.014

烟粉虱内共生菌 *Rickettsia* 在植物体内的分布及转移效率初探*

安 璇** 李翌菡 李绍建 郭长飞 任顺祥 邱宝利***

（华南农业大学昆虫学系，生物防治教育部工程研究中心，广州 510640）

摘 要 **【目的】** 检测 Q 型烟粉虱 *Bemisia tabaci* （Gennadius）体内 *Rickettsia* 的感染情况，研究分析 *Rickettsia* 共生菌经烟粉虱传入豇豆植物后的分布、转移效率等。**【方法】** 以 Q 型烟粉虱为实验材料，利用常规 PCR 及荧光原位杂交技术(FISH)，检测了烟粉虱体内 *Rickettsia* 的感染率，以及 *Rickettsia* 传入豇豆植物体内后的存留情况。**【结果】** Q 型烟粉虱可以通过取食将 *Rickettsia* 传至豇豆植株内；接虫数量与 *Rickettsia* 传入效率及其在取食部位相邻的下部叶片中检测到的起始时间呈负相关；*Rickettsia* 经烟粉虱取食传入豇豆叶片后，集中分布在叶片的韧皮部筛管中；基于 16S rRNA 的系统发育分析结果表明，Q 型烟粉虱体内的 *Rickettsia* 与经取食传入豇豆叶片的 *Rickettsia* 高度同源。**【结论】** *Rickettsia* 可以通过烟粉虱的取食传入植物体内，并且可以在相邻叶片之间转移传播，*Rickettsia* 在由寄主昆虫向植株传播过程中高度保守。

关键词 烟粉虱，内共生菌，*Rickettsia*，水平传播，寄主植物

Preliminary research on the distribution and transmission efficiency of *Rickettsia*, an endosymbiont of whitefly *Bemisia tabaci*

AN Xuan** LI Yi-Han LI Shao-Jian GUO Chang-Fei REN Shun-Xiang QIU Bao-Li ***

(Department of Entomology, South China Agricultural University; Engineering Research Center of Biological Control, Ministry of Education, Guangzhou 510640, China)

Abstract **[Objectives]** To detect the infection of *Bemisia tabaci* by *Rickettsia*, and the distribution and dissemination of *Rickettsia* after its transmission to cowpea leaves through whitefly feeding. **[Methods]** Infection of the *B. tabaci* Q biotype by *Rickettsia*, and its persistence in cowpea plants, were detected by PCR and fluoresent *in situ* hybridization (FISH). **[Results]** The distribution of *Rickettsia* was limited to the phloem vessels of cowpea leaves, *Rickettsia* could move along the vessels between different leaves, and its efficiency of dissemination was highly related to the initial population size of *Rickettsia*-positive *B. tabaci* individuals that fed on the cowpea leaves. Phylogenetic analysis based on 16S rRNA variation showed that *Rickettsia* in cowpea plants and whiteflies was 100% identical. **[Conclusion]** *Rickettsia* can be horizontally transmitted to cowpea plants through the feeding of the *B. tabaci* Q biotype and little genetic variation appears to be associated with horizontal transmission from insect to host plants.

Key words *Bemisia tabaci*, endosymbiont, *Rickettsia*, horizontal transmission, host plant

烟粉虱 *Bemisia tabaci*（Gennadius）属半翅目粉虱科小粉虱属，也称棉粉虱（Cotton whitefly）或甘薯粉虱（Sweetpotato whitefly），是一类世界性分布的重要农业害虫。烟粉虱若虫

* 资助项目 Supported projects：公益性行业（农业）科研专项（201303019）；教育部新世纪优秀人才支持计划（NCET-11-0917）；番禺区科技计划项目（2010-专-12-5）

** 第一作者 First author，E-mail：anxuannevergirl@126.com

*** 通讯作者 Corresponding author，E-mail：baileyqiu@scau.edu.cn

收稿日期 Received：2015-01-09，接受日期 Accepted：2015-01-19

和成虫除直接取食植物韧皮部汁液及间接传播植物双生病毒引起植物生理紊乱外，还可在植物叶片上分泌大量蜜露从而诱发霉污病（Inbar and Gerling，2008），严重影响植物生长和果实产量。自 20 世纪 90 年代初，烟粉虱在世界各地广泛传播与蔓延，每年造成的经济损失达数十亿美元，其危害已成为全球性的严重问题（White，1998；Qiu *et al.*，2007）。 近年来，由于 B 型（近年来称为 MEAM1 隐种）与 Q 型烟粉虱（近年来称为 Med 隐种）的入侵扩散，烟粉虱已逐步取代温室白粉虱(*Trialeurodes vaporariorum*)成为我国蔬菜、花卉、园林植物、经济作物上的重要粉虱害虫（陈连根，1997；王振中等，1999；邱宝利等，2003；任顺祥等，2011）。

Rickettsia 属变形菌纲（Alphaproteobacteria）α 亚群立克次氏体科（Rickettsiales），是一种兼性真核细胞内共生菌。过去对 *Rickettsia* 的研究只停留在脊椎动物中（Fournier *et al.*，2006；Fujita *et al.*，2006；Reeve *et al.*，2006；Azad，2007），近年来，对节肢动物 *Rickettsia* 的研究也不断深入。研究表明，*Rickettsia* 与寄主昆虫互利共生，协同进化，不仅与寄主昆虫的生殖调控相关（O'Neil *et al.*，1997），还对寄主昆虫的适合度（Chen *et al.*，2000；Sakurai *et al.*，2005；Chiel *et al.*，2009；Himler *et al.*，2011）及寄主昆虫抵御不良环境的能力（Oliver *et al.*，2003；Brumin *et al.*，2011）都有一定的影响。

已有研究表明，烟粉虱体内含有丰富的内共生菌类群，包括初生共生菌 *Portiera aleyrodidarum* 和次生共生菌 *Arsenophonus*、*Cardinium*、*Hamiltonella*、*Rickettsia* 和 *Wolbachia* 等，其中 *Rickettsia* 和 *Wolbachia* 是两种研究较为深入的共生菌类群。不同生物型或者同一生物型不同地理种群的烟粉虱，其体内共生菌的类群和含量会有较大的差异。目前国内外对烟粉虱体内 *Rickettsia* 的研究主要集中于该菌在宿主种群中的感染率及对宿主生长发育及抗药性的影响等方面（Chiel *et al.*，2007；Gottlieb *et al.*，2008；Kontsedalov *et al.*，2008；Chiel *et al.*，2009；Ghanim and Kontsedalov，2009；Brumin *et al.*，2011；Himler *et al.*，2011；Pan *et al.*，2012；Tsagkarakou *et al.*，2012），但对于植物-*Rickettsia*-宿主昆虫之间的相互关系，如寄主植物介导的烟粉虱 *Rickettsia* 的水平传播现象研究报道较少。因此，本文以 Q 型烟粉虱及其内共生菌 *Rickettsia* 为研究对象，对 *Rickettsia* 经烟粉虱传入植物后的分布及传播效率进行了初步的研究。研究结果将为深入了解植物-昆虫-内共生菌之间的生态学关系奠定基础，也可为将来从共生菌角度进行烟粉虱的综合防治提供新思路。

1 材料与方法

1.1 实验材料

1.1.1 供试寄主植物 供试植物为豇豆 *Vigna unguiculata*，品种为“科丰”，购自广东省农科院。用经高压灭菌的营养土钵栽种豇豆种子，将豇豆苗置于干净的养虫笼（60 cm×60 cm×60 cm）内于自然条件下生长，6~8 叶期时用于试验。

1.1.2 供试虫源 烟粉虱 Q 型种群 2006 年采自扬州大学园艺与植物保护学院，寄主植物为辣椒。采回后被隔离饲养在生物防治教育部工程研究中心的豇豆寄主上继代繁殖，定期利用 mtCOI DNA 测序技术检测其种群的纯度。

1.2 实验方法

1.2.1 烟粉虱总 DNA 的提取 挑取单头烟粉虱成虫，经 ddH_2O 充分洗涤后置于 1.5 mL 离心管中，每管加入 3 μLSTE 裂解液，充分研磨至匀浆，补足裂解液至 30 μL，并加入 0.2~0.3 μL 蛋白酶 K，56℃恒温水浴裂解 2~3 h，95℃水浴 10 min 灭活蛋白酶 K，短暂离心后取上清液置于－20℃冰箱中保存备用。实验重复 3 次，每次重复 10 头 Q 型烟粉虱成虫。

1.2.2 烟粉虱内 *Rickettsia* 的 PCR 检测 *Rickettsia* PCR 检测的引物为：RbF-GCTCAGAACGAAC GCTATC，RbR-GAAGGAAAGCATCTCTGC（Gottlieb *et al.*，2006）；PCR 反应体系均为 25 μL：ddH_2O16 μL，10 mmol/L 10×PCR buffer 2.5 μL，双向引物各 1 μL，2.5 mmol/L dNTPs 2 μL，Mg^{2+}1.0 μL，*rTap* 酶 0.5 μL，DNA 模板 1 μL；扩增程序为：

95℃预变性 3 min，然后 92℃30 s，58℃30 s，72℃30 s 执行 35 个循环，最后 72℃延伸 10 min。原生共生菌 *Porteria* 和 ddH_2O 分别作为 PCR 的阳性与阴性对照。*Porteria* 扩增引物序列为 28F-TGCAAGTCGAGCGGCATCAT，1098R-AAAG TTCCCGCCTTATGCGT；扩增程序为：95℃预变性 3 min，然后 94℃1 min，60℃45 s，72℃1 min 执行 35 个循环，最后 72℃延伸 10 min。扩增完成后 PCR 产物用 1%的琼脂糖凝胶电泳检测并拍照。

1.2.3　豇豆叶片内的 *Rickettisa* 荧光原位杂交检测　在豇豆叶片上利用叶片笼（H1.5 cm×*Φ*3.0 cm）接种 *Rickettsia* 阳性的 Q 型烟粉虱 30 对，20 d 后采集接虫叶片进行荧光原位杂交（FISH）检测。将 *Rickettsia* 阳性的豇豆叶片纵切（含叶脉）后置于 Carnoy's Fluid 中过夜；用 50%的乙醇溶液漂洗 3 次，每次 5 min；漂洗后加入 1 mg/mL 的蛋白酶 K，56℃水浴 30~50 min 后将样本再次置于 Carnoy's Fluid 中 1 h。固定后的样本转移至 6%的过氧化氢乙醇溶液中脱色 2 h。脱色完成后将样本移入杂交缓冲液（20 mmol/L Tris-HCl，pH=8.0；0.9 mol/L NaCl；0.01% SDS；30%甲酰胺），同时加入 10 pmol/mL 的荧光探针（Cy3-TCCACGTCGCCGTCTTGC），避光过夜。最后小心取出植物切片，洗脱后装片，于荧光倒置显微镜（Nikon eclipse Ti-U）下观察拍照。

1.2.4　*Rickettsia* 在植物内部的转移效率　利用单对饲养检测法建立 *Rickettsia* 阳性的 Q 型烟粉虱种群，然后分别采集 1 对、5 对、10 对 Q 型烟粉虱（设为 3 个处理），分别利用叶片笼接种于干净的豇豆植株上，每个处理包含 10 个叶片笼，当发现有烟粉虱个体死亡后及时补充新的烟粉虱成虫，使叶片笼内保持有原来数量的烟粉虱种群。自接种烟粉虱后每天从接种烟粉虱的豇豆叶片的下部相邻叶片取样（包括叶脉部分）0.01 g，并做好标记；经 CATB 法提取植物 DNA 后利用 PCR 特异引物扩增技术检测 *Rickettsia* 的是否存在，记录对应的接虫时间及在下部叶片中检测到 *Rickettsia* 的初始时间，实验重复 3 次。

1.2.5　烟粉虱及豇豆植株中 *Rickettsia* 的同源性分析　为进一步验证豇豆植株与烟粉虱体内 *Rickettsia* 共生菌的同源性，利用 PCR 进行对豇豆植株、Q 型烟粉虱体内 *Rickettsia* 16S rRNA 基因进行了扩增与 DNA 测序。同时，在 GenBank 选择了国外有代表性的隶属于不同 *Rickettsia* 群组的 14 条 16S rRNA 序列作为参考（表 1）以 *Orientia* 属 *Rickettsia* 的 16S rRNA 基因为外群，用 Clustal X（1.83）（Thompson *et al*.，1997）多序列对位排列程序将上述序列进行对位排列，并辅以人工校对。用 MEGA 5.0 软件，采用 Kimura 2-parameter 距离模型邻接法（Neighbor-Joining，NJ）构建系统发育树，系统树各分支置信度（Bootstrap）均进行 1 000 次的重复检验。

表 1　内共生菌 ***Rickettsia*** 系统发育分析参考序列

Table 1　The reference sequences of *Rickettsia* 16S rRNA used in phylogenetic analysis

Rickettsia 群组 *Rickettsia* group	宿主 Host species	GenBank 登录号 Accession No. in GenBank
Adalia	二星瓢虫 *Adalia bipunctata*	FJ609400
Bellii	B型烟粉虱 *Bemisia tabaci* biotype B	JF795501
	Q型烟粉虱 *Bemisia tabaci* biotype Q	EU760763
Candensis	棕榈核小蠹 *Coccotrypes dactyliperda*	AY961085
Hydra	不可培养细菌 Uncultured bacterium	AM159487
Rhizobius	象鼻虫 Curculionid weevil	FJ609387
	豆象 *Kytorhinus sharpianus*	AB021128
Torix	窃啮虫 *Cerobasis guestfalica*	DQ652596
	大蚊 *Limonia chorea*	AF322443
Transitional	芙新姬小蜂 *Neochrysocharis formosa*	AB231472
	瘿蜂 *Aulogymnus balani / skianeuros*	FJ609406
Typhus	未知宿主 N/A	NR074394
	未知宿主 N/A	NR044656

2 结果与分析

2.1 Q 型烟粉虱体内 *Rickettsia* 共生菌的检测

利用常规 PCR 技术检测的结果显示，原生共生菌 *Porteria* 和次生共生菌 *Rickettsia* 16S rRNA 的扩增结果均为阳性（图 1），表明试验所用的 Q 型烟粉虱个体中存在有 *Rickettsia* 的感染，进一步分析表明 *Rickettsia* 在本 Q 型烟粉虱种群的感染率约为（64.5±5.8）‰。

2.2 *Rickettsia* 在寄主植物内部的转移效率

实验结果表明，烟粉虱的接虫数量对 *Rickettsia* 在寄主植物不同叶片之间的传播效率有着明显的影响。当 1 对、5 对及 10 对 *Rickettsia* 阳性的 Q 型烟粉虱持续取食豇豆寄主叶片时，在相邻下部叶片检测到 *Rickettsia* 的初始时间分别为 39.8、31.6 和 26.2 d （图 2），三者差异显著（$F_{2,27}$= 586.17，P<0.0001）。由此可见两点：一是 *Rickettsia* 昆虫内共生菌可在寄主植物不同叶片之间转移，二是 *Rickettsia* 在植物里面的转移效率与其初始含量有着明显的关联，即随着烟粉虱将 *Rickettsia* 注入叶片中的数量越多，其在植物体内积累的含量越多，被检查到的时间越短。

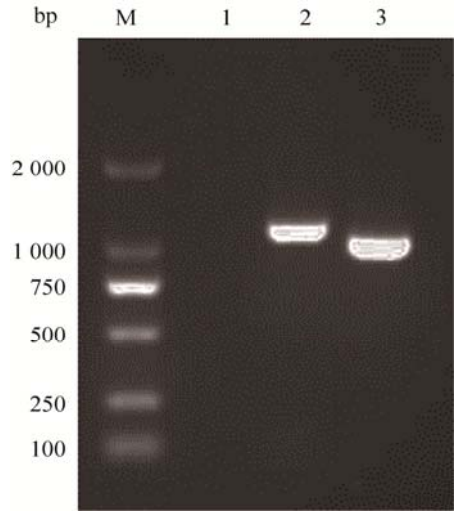


图 1 Q 型烟粉虱体内次生共生菌 *Rickettsia* 的 PCR 扩增电泳图

Fig. 1 PCR detection of *Rickettsia* in *Bemisia tabaci* biotype Q

M: DNA 分子量Marker；1: ddH_2O；2: *Protiera*的16S rRNA基因片段；3: *Rickettsia*的16S rRNA基因片段。

M: Molecular weight; 1: ddH_2O; 2: 16S rRNA gene of *Protierai*; 3: 16S rRNA gene of *Rickettsia.*

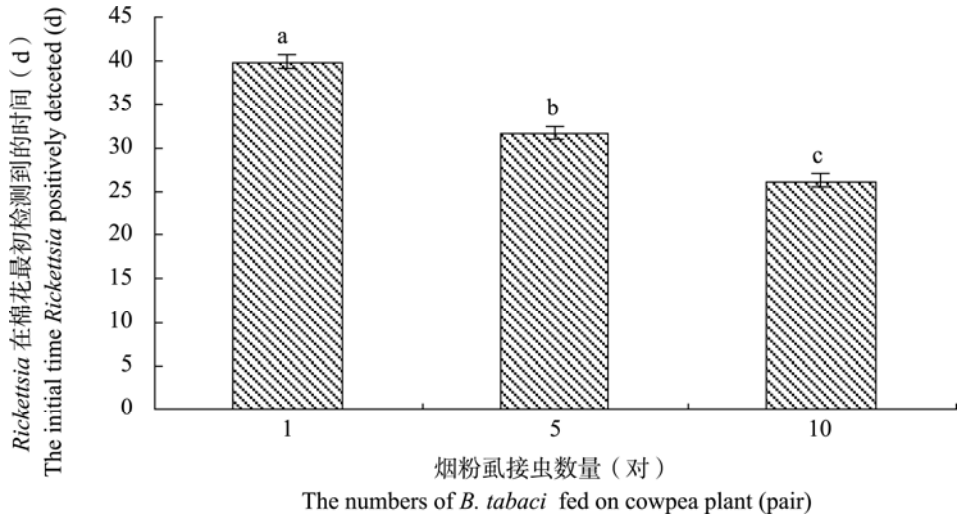


图 2 经不同数量烟粉虱取食后 *Rickettsia* 在相邻下部叶片最早可以检测到的时间

Fig.2 The initial time that *Rickettsia* can be detected in the lower neighbor leaves after the first injection by different whitefly populations

图中柱形图上面的字母为 Duncan's 多重比较的检验结果，凡具有相同字母者表示在 0.05 水平上差异不显著。下图同。

Histograms with the same letters indicate no significant difference at 0.05 level by Duncan's multiple range test. The same below.

2.3　*Rickettsia* 在植物体内的分布

通过对 *Rickettsia* 经烟粉虱取食传入叶片后的分布进行 FISH 检测发现，*Rickettsia* 传入植物叶片后，集中分布在叶片的韧皮部筛管里面，并且可以随着筛管里面汁液的流动而在不同部位分布，包括由被取食的叶片向其下面相邻叶片流动。在叶片的其它部分，没有发现有 *Rickettsia* 的分布。

2.4　次生共生菌 *Rickettsia* 的系统发育分析

将 Q 型烟粉虱以及经其取食传入豇豆体内 *Rickettsia* 的 16S rRNA 序列，与 GenBank 中下载的其它 14 条参考序列一起构建不同群组 *Rickettsia* 的系统进化树（图 4）。结果表明，传入豇豆叶片中的 *Rickettsia* 与 Q 型烟粉虱体内的 *Rickettsia* 的 16S rRNA 同源性为 100%，二者都属于 *Rickettsia* 的 Bellii 群组，说明 *Rickettsia* 经烟粉虱传入豇豆内后具有良好的保守性。

3　结论与讨论

Rickettsia 是节肢动物体内一个重要的内共生菌类群，对宿主的生殖、发育、抗药性及免疫防御都有重要的影响((Hurst *et al.*,1994；Lawson *et al.*，2001；von der Schulenburg *et al.*，2001；Oliver *et al.*，2003；Kontsedalov *et al.*，2008；Chiel *et al.*，2009；Giorgini *et al.*，2010；Himler *et al.*，2011)。不同烟粉虱地理种群内 *Rickettsia* 感染率存在差异，Chiel 等（2007）对以色列田间烟粉虱种群的内共生菌研究后发现，*Rickettsia* 在 B 型烟粉虱和 Q 型烟粉虱体内均有分布；Pan 等（2012）对采自我国大部分省份的 B 型和 Q 型烟粉虱田间种群检测结果也证明了 *Rickettsia* 在 B 型和 Q 型烟粉虱体内的感染，但 *Rickettsia* 在不同烟粉虱种群、甚至是同一烟粉虱生物型不同地理种群之间的感染率差异较大。例如在山东，*Rickettsia* 在 B 型和 Q 型烟粉虱体内的感染率分别为 70.2%和 4.1% （Chu *et al.*，2011），而在浙江，*Rickettsia* 在 B 型和 Q 型烟粉虱体内的感染率分别 100%和 0（Shan *et al.*，2014)。在美国的 Arizona，New Mexico 和 California，*Rickettsia* 在 B 型烟粉虱体内的感染率从 2000 年的 1% 上升到 2003 年的 51%，2006 年感染率达到 97% （Himler *et al.*，2011），推测不同烟粉虱地理种群内 *Rickettsia* 感染率的差异可能由不同地区的气候条件，寄主植物等的差异所引起。

在寄主植物介导的昆虫共生菌传播研究方面，Caspi-Fluger 等（2011a）首次报道了植物介导的 *Rickettsia* 水平传播现象，*Rickettsia* 可以通过烟粉虱的取食而传入到植物体内，并可以经由植物传至 *Rickettsia* 阴性烟粉虱体内，但未有开

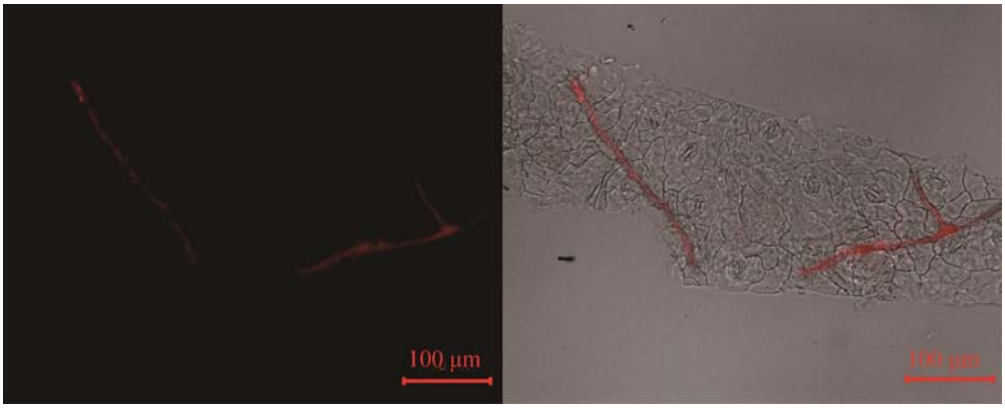


图 3　*Rickettsia* 在豇豆叶片内中的分布

Fig.3　The distribution of *Rickettsia* in cowpea plant

左：荧光暗视野通道；右：亮视野通道。

Left: Fluorescence in dark field; Right: Fluorescence in brightfield.

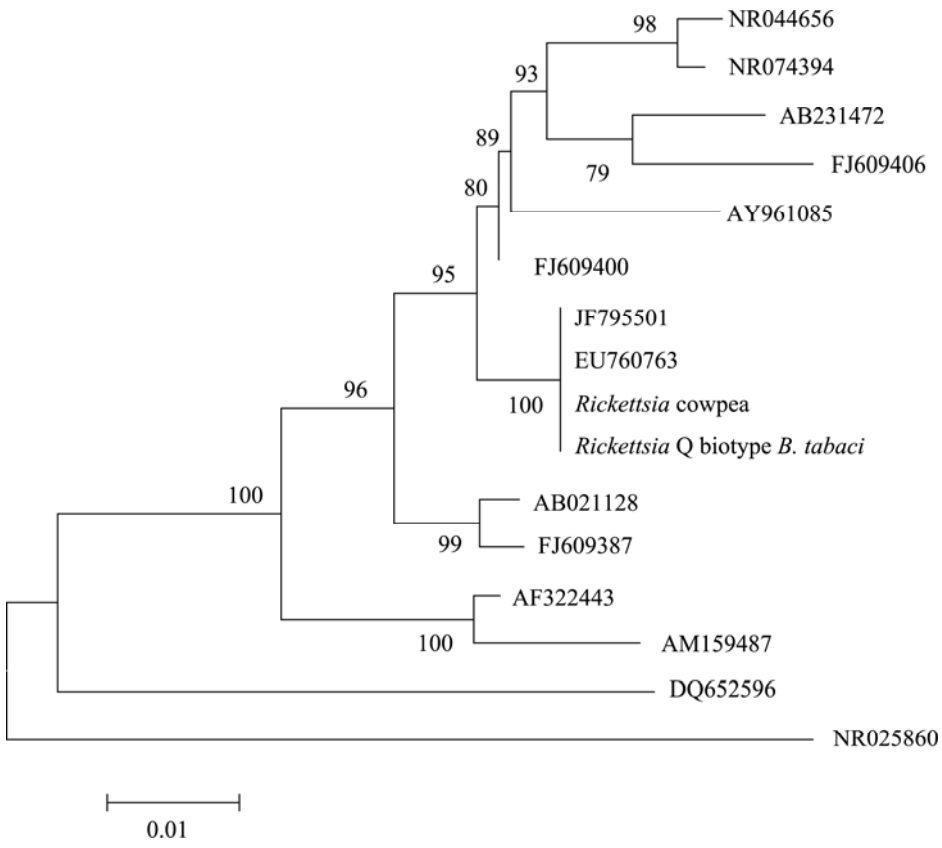


图 4　基于 16S rRNA 基因序列的 *Rickettsia* 系统发育关系比较（NJ 法）

Fig. 4　Phylogenetic analysis of different *Rickettsia* groups based on their 16S rRNA sequences (NJ tree)

NR044656 等为 *Rickettsia* 序列的 GenBank 登录号，分枝上的数字为可信度百分比。

NR044656 etcetera are the sequence accession number of *Rickettsia* sequences in GenBank, the figures on the branch are the percentage of confidence level.

展 *Rickettsia* 在不同叶片之间转移及其效率的研究。本研究中 Q 型烟粉虱传播 *Rickettsia* 的效率表明：不同数量 Q 型烟粉虱取食均可将次生共生菌传至豇豆植株内，接虫数量与 *Rickettsia* 在相邻下部叶片中检测到的起始时间呈负相关。*Rickettsia* 经烟粉虱取食传入豇豆叶片后，集中分布在叶片的韧皮部筛管中，这与 Caspi-Fluger 等（2011a）的研究结果一致。因此可推测在 Q 型烟粉虱体内的 *Rickettsia* 是以“散布型”分布，通过取食植物，烟粉虱可以把 *Rickettsia* 分布到植物韧皮部中，而后未携带 *Rickettsia* 的烟粉虱通过取食植物韧皮部汁液而获取 *Rickettsia*，如果烟粉虱体内 *Rickettsia* 是以“限制型”分布，可能此传播方式无法实现（Caspi-Fluger *et al*.，2011b）。此外，*Rickettsia* 同源性分析结果也进一步表明，Q 型烟粉虱体内的 *Rickettsia* 与经取食传入豇豆叶片的 *Rickettsia* 高度同源，也进一步佐证了 *Rickettsia* 可通过宿主昆虫的取食而传入植物体内。

总之，本文初步研究了 *Rickettsia* 在经烟粉虱取食传入豇豆内的分布及其转移效率，并对不同来源的 *Rickettsia* 进行了系统发育关系分析。至于 *Rickettsia* 及其它昆虫内共生菌是否可以借助植物介导而在不同生物型烟粉虱之间水平传播，以及该水平传播对不同烟粉虱种群生物学特性的影响，有待进行更深入的研究。

参考文献 **(References)**

Azad AF, 2007. Pathogenic rikettsiae as bioterrorism agents. *Clin. Infect. Dis*., 45(SI): 52–55.

Brumin M, Kontsedalov S, Ghanim M, 2011. *Rickettsia* influences thermotolerance in the whitefly *Bemisia tabaci* B biotype. *Insect Sci*., 18(1): 57–66.

Chen LG, 1997. The damage and morphological variations of *Bemisia tabaci* (Gennadius) on ornamental plants. *Journal of Shanghai Agricultural College*, 15(3): 186–189, 208. [陈连根, 1997.烟粉虱在园林植物上为害及其形态差异. 上海农学院学报, 15(3): 186–189, 208.]

Caspi-Fluger A, Inbar M, Mozes-Daube N, Katzir N, Portnoy V, Belausov E, Hunter MS, Zchori-Fein E, 2011a. Horizontal transmission of insect symbiont *Rickettsia* is plant-mediated. *Proc. R. Soc. B*, 279(1734): 1791–1796.

Caspi-Fluger A, Inbar M, Mozes-Daube N, Mouton L, Hunter MS, Zchori-Fein E, 2011b. *Rickettsia* 'in' and 'out': two different localization patterns of a bacterial symbiont in the same insect species. *PLoS ONE*, 6(6): e21096.

Chen DQ, Montllor CB, Purcell AH, 2000. Fitness effects of two facultative endosymbiotic bacteria on the pea aphid, *A. kondoi. Entomol. Exp. Appl*., 95(3): 315–323.

Chiel E, Gottlieb Y, Zchori-Fein E, Mozes-Daube N, Katzir N, Inbar M, GhanimM, 2007. Biotype-dependent secondary symbiont communities in sympatric populations of *Bemisia tabaci*. *Bull. Entomol. Res*., 97(4): 407–413.

Chiel E, Inbar M, Mozes-Daube N, White JA, Hunter MS, Zchori-Fein E, 2009. Assessments of fitness effects by the facultative symbiont *Rickettsia* in the sweetpotato whitefly (Hemiptera: Aleyrodidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 102(3): 413–418.

Chu D, Gao CS, De Barro P, Zhang YJ, Wan FH, Khan IA, 2011. Further insights into the strange role of bacterial endosymbionts in whitefly *Bemisia tabaci*: Comparison of secondary symbionts from biotypes B and Q in China. *Bull. Entomol. Res*., 101(4): 477–486.

Fujita H, Fournier PE, Takada N, Saito T, Raoult D, 2006. *Rickettsia asiatica* sp. nov., isolated in Japan. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol*., 56(10): 2365–2368.

Fournier PE, Takada N, Fujita H, Raoult D, 2006. *Rickettsia tamurae* sp. nov., isolated from *Amblyomma testudinarium* ticks. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 56(7): 1673–1675.

Ghanim M, Kontsedalov S, 2009. Susceptibility to insecticides in the Q biotype of *Bemisia tabaci* is correlated with bacterial symbiont densities. *Pest Manag. Sci*., 65(9): 939–942.

Gottlieb Y, Ghanim M, Chiel E, Gerling D, Portnoy V, Steinberg S, Tzuri G, Horowitz AR, Belausov E, Mozes-Daube N, Kontsedalov S, Gershon M, Gal S, Katzir N, Zchori-Fein E, 2006. Identification and localization of a *Rickettsia* sp. in *Bemisia tabaci* (Homoptera:Aleyrodidae). *Appl. Environ. Microbiol*., 72(5): 3646–3652.

Gottlieb Y, Ghanim M, Gueguen G, Kontsedalov S, Vavre F, Fleury F, Zchori-Fein E, 2008. Inherited intracellular ecosystem: symbiotic bacteria share bacteriocytes in whiteflies. *FASEB J*., 22(7): 2591–2599.

Giorgini M, Bernardo U, Monti MM, Nappo AG, Gebida M, 2010. *Rickettsia* symbionts cause parthenogenetic reproduction in the parasitoid wasp *Pnigalio soemius* (Hymenoptera: Eulophidae). *Appl. Environ. Microbiol*., 76(8): 2589–2599.

Hurst GDD, Purvis EL, Sloggett JJ, Majerus MEN, 1994. The effect of infection with male-killing *Rickettsia* on the demography of female *Adalia bipunctata* L. (two spot ladybird). *Heredity*, 73(3): 309–316.

Himler AG, Adachi-Hagimori T, Bergen JE, Kozuch A, Kelly SE, Tabashnik BE, Chiel E, Duckworth VE, Dennehy TJ, Zchori-Fein E, Hunter MS, 2011. Rapid spread of a bacterial symbiont in an invasive whitefly is driven by fitness benefits and female bias. *Science*, 332(6026): 254–256.

Inbar M, Gerling D, 2008. Plant-mediated interactions between whiteflies, herbivores, and natural enemies. *Annu. Rev. Entomol*., 53: 431–448.

Kontsedalov S, Zchori-Fein E, Chiel E, Gottlieb Y, Inbar M, 2008. The presence of *Rickettsia* is associated with increased susceptibility of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) to insecticides. *Pest Manag. Sci*., 64(8): 789–792.

Lawson ET, Mousseau TA, Klaper R, Werren JH, 2001. *Rickettsia* associated with male-killing in a buprestid beetle. *Heredity*, 86(4): 497–505.

O'Neill SL, Hoffmann AA, Werren JH, 1997. Influential Passengers: Inherited Microorganisms and Arthropod Reproduction. New York: Oxford University Press. xi+214.

Oliver KM, Russell JA, Moran NA, Hunter MS, 2003. Facultative bacterial symbionts in the Aphids confer resistance to parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100(4): 1803–1807.

Pan HP, Li XC, Ge DQ, Wang SL, Wu QJ, Xie W, Jiao XG, Chu D, Liu BM, Xu BY, Zhang YJ, 2012. Factors affecting population dynamics of maternally transmitted endosymbionts in *Bemisia tabaci. PLoS ONE*, 7(2): e30760.

Qiu BL, Ren SX, Lin L, Musa PD, 2003. Effect of host plants on the development and reproduction of *Bemisia tobaci* (Homoptera Aleyrodidae). *Acta Ecologica Sinica*, 23(6): 1206–1211. [邱宝利, 任顺祥, 林莉, Musa PD, 2003. 不同寄主植物对烟粉虱发育和繁殖的影响. 生物学报, 23(6): 1206–1211.]

Qiu BL, Coats SA, Ren SX, Idris AM, Xu CX, Brown JK, 2007.

Phylogenetic relationships of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) populations from China and India based on mtCOI DNA sequencing and host plants comparison. *Prog. Nat. Sci*., 17(6): 645–654.

Reeves WK, Szumlas DE, Moriarity JR, Loftis AD, Abbassy MM, Helmy IM, Dasch GA, 2006. Louse-borne bacterial pathogens in lice (Phthiraptera) of rodents and cattle from Egypt. *Parasitalogy*, 92(2): 313–318.

Ren SX, Qiu BL, Ge F, Zhang YJ, Du MZ, Chen XX, Guo JY, Lin KJ, Peng ZQ, Yao SL, Hu YH, Wang LD, Zhang WQ, 2011. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(1): 7–15. [任顺祥, 邱宝利, 戈峰, 张友军, 杜予州, 陈学新, 郭建英, 林克剑, 彭正强, 姚松林, 胡雅辉, 王联德, 张文庆, 2011. 粉虱类害虫的检测预警与可持续治理技术透视. 应用昆虫学报, 48(1): 7–15.]

Sakurai M, Koga R, Tsuchida T, Meng XY, Fukatsu T, 2005. *Rickettsia* symbiont in the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*: novelcellular tropism, effect on host fitness, and interaction with the essential symbiont *Buchnera*. *Appl. Environ. Microbiol*., 71(7): 4069–4075.

Shan HW, Lu YH, Bing XL, Liu SS, Liu YQ, 2014. Differential responses of the whitefly *Bemisia tabaci* symbionts to unfavorable low and high temperatures. *Microb. Ecol*., 68(3): 472–482.

Tsagkarakou A, Mouton L, Kristofferson JB, Dokianakis E, Grispou M, Bourtzis K, 2012. Population genetic structure and secondary endosymbionts of B *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) from Greece. *Bull. Entomol. Res*., 102(3): 353–365.

Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, 1997. The CLUSTAL X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Res*., 25(24): 4876–4882.

von der Schulenburg JHG, Habig M, Sloggett JJ, Webberley KM, Bertrand D, Hurst GDD, Majerus MEN, 2001. Incidence of male-killing *Rickettsia* spp. (alpha-proteobacteria) in the ten-spot ladybird beetle *Adalia decempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Appl. Environ. Microbiol.*, 87(1): 270–277.

White J, 1998. Silverleaf whitefly extends range. *Calif. Agr*., 52(2): 6–7.

Wang ZZ, Ren SX, Li XW, 1999. Status of major vegetable pests in the protected fields of Guangdong province. *South China Agri. Univ*., 20(Suppl.): 57–62. [王振中, 任顺祥, 李文学, 1999. 广东省设施条件下蔬菜主要病虫害发生趋势. 华南农业大学学报, 20(增刊): 57–62.]