

烟粉虱 MEAM 1 隐种主要内共生菌的定位和分布

陈吉强¹, 张毅波², 张桂芬^{2*}, 万方浩^{2*}, 刘怀¹

(1. 西南大学植物保护学院, 重庆 400715; 2. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要 烟粉虱 MEAM 1 隐种是一种重要的世界性入侵害虫, 共生菌在其种群入侵和扩张中起着不可忽视的作用。本研究采用荧光原位杂交技术(FISH), 明确其携带的初生共生菌(*Candidatus Portiera aleyrodidarum*)和次生共生菌(*Candidatus Hamiltonella defensa*和*Rickettsia* sp.)在不同发育阶段虫体中的定位和分布。结果显示, 烟粉虱 MEAM 1 隐种卵、若虫和成虫 3 个阶段均携带 3 种共生菌, *Portiera*和*Hamiltonella*菌集中分布于含菌细胞中, 其中*Hamiltonella*呈环形包裹于含菌细胞周边;*Rickettsia*既在菌胞中呈“集中”分布, 也“随机”分布于虫体其他部位或器官。上述结果明确了这 3 种共生菌在 MEAM 1 烟粉虱各个发育阶段的分布特征, 同时证明 3 种共生菌均能通过烟粉虱雌虫垂直传播, 为进一步揭示内共生菌在烟粉虱入侵过程中的作用打下基础。

关键词 烟粉虱; 共生菌; 荧光原位杂交; 垂直传播

中图分类号: S 433.3 文献标识码: A DOI: 10.16688/j.zwbh.2019072

Localization and distribution of the main endosymbionts in *Bemisia tabaci* MEAM 1

CHEN Jiqiang¹, ZHANG Yibo², ZHANG Guifen^{2*}, WAN Fanghao^{2*}, LIU Huai¹

(1. College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400715, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract *Bemisia tabaci* (Gennadius) MEAM 1 is one of the most devastating invasive pests worldwide and its endosymbionts play an important role in the invasion and expansion of this pest insect. In this study, the fluorescence *in situ* hybridization (FISH) was used to identify the localization and distribution of the primary endosymbiont (*Candidatus Portiera aleyrodidarum*) and the secondary endosymbionts (*Candidatus Hamiltonella defensa* and *Rickettsia* sp.) in different developmental stages of *B. tabaci* MEAM 1. Three symbiotic bacteria were found in the eggs, nymphs, and adults of *B. tabaci* MEAM 1. Among them, *Portiera* and *Hamiltonella* were located inside the bacteriocytes and *Hamiltonella* around the bacteriocyte. *Rickettsia* was located both inside the bacteriocyte and randomly distributed in other parts or organs. These results revealed the distribution characteristics of the three endosymbionts in different developmental stages of *B. tabaci* MEAM 1, and provided evidence that all the three endosymbionts are vertically transmitted through the female of *B. tabaci*, and thus lay a foundation for further understanding the roles of endosymbionts in the invasion of *B. tabaci*.

Key words *Bemisia tabaci*; endosymbionts; fluorescence *in situ* hybridization; vertically transmitted

烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 属半翅目 Hemiptera, 粉虱科 Aleyrodidae, 是一种典型高度多食性的取食植物韧皮部汁液的世界性入侵害虫。烟粉虱通过直接取食为害植物每年可导致数亿美元的经济损失, 还可传播 100 多种植物病毒及分泌蜜露污染植物^[1-4]。烟粉虱被认为是一个独特的, 由超过 35 种形态上难以区分的隐种组成的复合种^[5-9]。烟

粉虱隐种以前被称为生物型, 其中在我国分布最广泛的入侵种是 B 型和 Q 型, 而 B 型也被称为“中东-小亚细亚 1”隐种(MEAM 1)或者 *Bemisia argentifolii*, Q 型也被称为“地中海”隐种(MED)^[10]。在过去的 30 年里, 这两个隐种在世界范围造成了巨大的农业损失^[11-12]。

烟粉虱 MEAM 1 隐种在 20 世纪 90 年代中期

收稿日期: 2019-02-23

修订日期: 2019-03-22

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC1200600, 2016YFC12002100); 国家自然科学基金(31701856)

* 通信作者 E-mail: 张桂芬 zhangguifen@caas.cn; 万方浩 wanfanghao@caas.cn

传入我国,并且很快取代了中国本地种,而 MED 隐种于 2003 年第一次在我国云南昆明的观赏性植物一品红上被检测到^[13]。之后, MED 隐种在许多省市和区域逐渐取代了 MEAM 1 隐种。从 2008 年起,在我国大部分地区的烟粉虱种群变成了以 MED 隐种为主^[14-15];而烟粉虱 MEAM 1 隐种主要分布于我国长江以南和西南沿海地区,包括广东、福建、浙江等省份,另外新疆、甘肃和辽宁等地区也零星分布^[4]。MEAM 1 隐种具有较高的入侵能力和竞争力, MED 隐种的入侵性较差,但其具有较强的抗药性^[16-18]。有研究表明双重感染 *Rickettsia*-*Arsenophonus* 菌或 *Wolbachia*-*Arsenophonus* 菌的 MED 烟粉虱对啉虫脒、噻虫嗪、吡虫啉和螺甲螨酯的抗药性较高^[19]。这可能是 MED 隐种取代 MEAM 1 隐种成为我国主要入侵烟粉虱的原因之一。近年来,也有研究者认为,共生菌在烟粉虱种群扩散和入侵方面发挥了重要作用,因此,可把内共生菌作为对象来研究其对烟粉虱不同隐种的生物学特性、入侵能力及隐种间取代的影响^[20-21]。

烟粉虱体内的共生菌分为初生内共生菌和次生内共生菌。初生内共生菌为“*Candidatus Portiera aleyrodidarum*”,能够为其提供维持生命所需的必需氨基酸和类胡萝卜素来弥补取食韧皮部汁液所缺乏的营养^[22-24]。此外,不同烟粉虱隐种通常还含有不同的次生内共生菌,因此,烟粉虱复合种中可能含有一种或多种次生内共生菌,目前已在烟粉虱复合种中发现了 7 属/种次生内共生菌,分别命名为 *Candidatus Hamiltonella defensa*、*Candidatus Wolbachia* spp.、*Arsenophonus* spp.、*Candidatus Cardinium hertigii*、*Candidatus Fritschea bemisiae*、*Rickettsia* sp. 和 *Candidatus Hemipterophilus asiaticus*^[25-29]。目前对烟粉虱次生内共生菌的研究主要集中在其传播方式、分布形式以及功能上^[20,25,30-34]。烟粉虱次生内共生菌的功能主要表现在提高烟粉虱的适合度(包括产卵量、存活率和性比偏雌性)^[32-33]、高温耐受性和提高番茄黄化曲叶病毒(TYLCV)的传播速率^[34]以及增加烟粉虱的抗药性^[35]等方面。烟粉虱次生内共生菌是一个复杂的群体,其可随物种、寄主植物和地理分布的不同而变化^[32]。例如,以色列的 MEAM 1 隐种携带有 *Hamiltonella* 和 *Rickettsia* 菌,而 MED 隐种则携带 *Rickettsia*、*Wolbachia* 和 *Arsenophonus* 菌,但 *Cardinium* 和 *Fritschea* 菌在这两个隐种中均未检测到,并且鼠尾草上的 MED 隐种中 *Rickettsia* 和 *Arsenophonus* 菌的感染率显著高于

其他寄主植物上的 MED 隐种^[36]。在我国,除了 *Fritschea* 菌外, *Wolbachia*、*Rickettsia*、*Hamiltonella*、*Cardinium* 和 *Arsenophonus* 菌在 MEAM 1 和 MED 隐种中均能检测到,其中 *Hamiltonella* 菌在两个种群中的感染率均最高, *Arsenophonus* 却相反,并且 *Wolbachia*、*Rickettsia* 和 *Hamiltonella* 的感染率在 MEAM 1 中显著高于 MED 隐种,而在 MEAM 1 中, *Cardinium* 的感染率却显著低于 MED 隐种^[21]。

目前,针对我国烟粉虱 MEAM1 隐种体内主要共生菌的定位和分布还不是很清楚。本研究选取我国境内的烟粉虱 MEAM 1 隐种为对象,采用荧光原位杂交技术(fluorescence *in situ* hybridization,简称 FISH 技术),明确烟粉虱 MEAM1 隐种体内 3 种主要内共生菌 *Portiera*、*Hamiltonella* 和 *Rickettsia* 的具体定位和分布,研究结果将为进一步揭示内共生菌对烟粉虱生活史和入侵能力的影响打下基础。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

试验使用的原始种群于 2017 年采自中国甘肃酒泉。参照罗晨等^[37]的方法,采用分子方法对种群进行鉴定,确定为 MEAM 1 隐种,同时建立室内种群。

1.2 供试植物

寄主植物为棉花 *Gossypium* spp.,品种为‘创优棉 168’。将种子播种至塑料花盆中,每盆 3 粒,并置于大型养虫笼中,保证寄主植物的清洁。培养条件:28℃±2℃,相对湿度:70%~80%。待棉花长出 4~6 片叶时供试。

1.3 试验方法

1.3.1 探针的制备

本试验所使用的不同共生菌的探针序列如下:初生内共生菌 *Portiera*: 5'-Cy3-TGTCAGTGTTCAGC-CCAGAAG-3',次生内共生菌 *Rickettsia*: 5'-Cy5-TC-CACGTCGCCGTCTTGC-3', *Hamiltonella*: 5'-Cy5-CCAGATCCCCAGACTTTACTCA-3'^[38],探针由生物工程(上海)股份有限公司合成。

1.3.2 各阶段虫态的收集

在显微镜下用解剖针分别挑取卵、不同龄期若虫 100 头,用吸管管取成虫若干头,置于 1.5 mL 的离心管中,3 个重复。卵从卵柄部位进行挑取,其他龄期若虫从虫体一侧进行挑取。

1.3.3 原位杂交

首先将收集的样本分别置于适量 Carnoy 固定

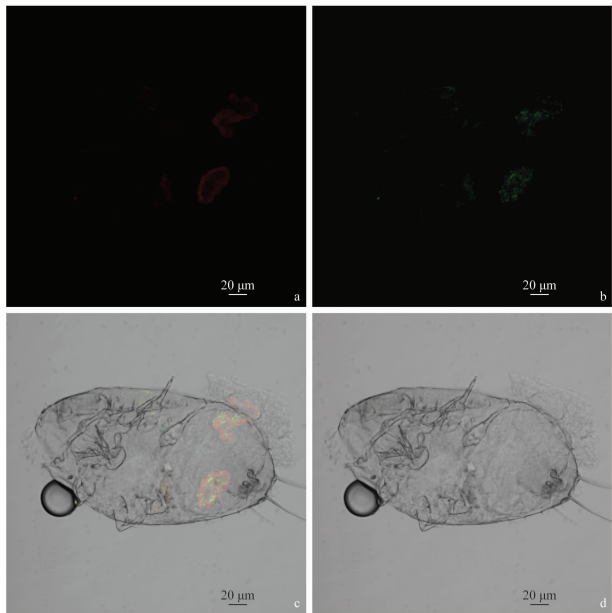
液中过夜处理,然后弃掉固定液;用 50%乙醇漂洗 3 次;加入 200 μ L Triton X-100(细胞渗透液),金属浴 35 $^{\circ}$ C,30 min,然后弃掉细胞渗透液;加入 400 μ L 蛋白酶 K,金属浴 56 $^{\circ}$ C,30 min,然后弃掉蛋白酶 K;加入适量的 Carnoy 固定液固定过夜,弃掉后加入 200 μ L 含有 6% H_2O_2 的乙醇溶液 4 $^{\circ}$ C 过夜处理;用杂交缓冲液洗涤 3 次,加入 100 μ L 杂交缓冲液和 50 μ L 10 pmol/mL 荧光探针,金属浴 60 $^{\circ}$ C,避光处理 24 h;杂交缓冲液洗涤 2 次。

采用 LSM T-PMT Carl Zeiss 蔡司激光共聚焦显微 880 观察拍照,Carl Zeiss 蔡司照片处理软件 ZEN 2012 对照片进行处理。

2 结果与分析

2.1 烟粉虱 MEAM 1 隐种中 *Portiera* 和 *Hamiltonella* 的定位

经 FISH 检测 *Portiera* 和 *Hamiltonella* 在烟粉虱 MEAM 1 隐种卵(图 1)、若虫(图 2)和成虫(图 3)3 个阶段均有分布,且两种共生菌均“集中”分布于含菌细胞内,其中 *Portiera* 聚集分布于含菌细胞的中心部位,*Hamiltonella* 呈环形包裹于含菌细胞周边。



a: 红色荧光位置表示初生共生菌 *Portiera*; b: 绿色荧光位置表示次生共生菌 *Hamiltonella*; c: 明场下两种探针的杂交结果; d: 加明场以示烟粉虱的位置。下同
a: Red indicates *Portiera* specific probe; b: Green represents probes specific to secondary symbionts *Hamiltonella*; c: Hybridization results of two kinds of probes; d: bright field added to show whitefly position. The same below

图 1 内共生菌 *Portiera* 和 *Hamiltonella* 在烟粉虱 MEAM 1 隐种卵的 FISH 定位
Fig. 1 FISH analysis of symbionts *Portiera* and *Hamiltonella* in *Bemisia tabaci* MEAM 1 eggs

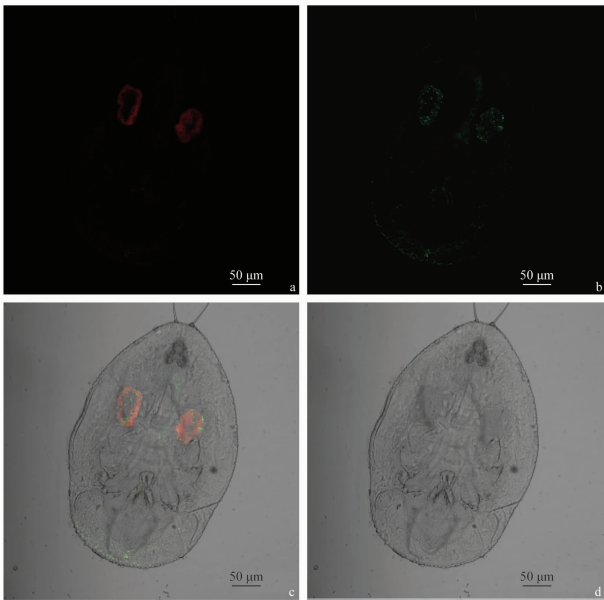


图 2 内共生菌 *Portiera* 和 *Hamiltonella* 在烟粉虱 MEAM 1 隐种若虫的 FISH 定位
Fig. 2 FISH analysis of symbionts *Portiera* and *Hamiltonella* in *Bemisia tabaci* MEAM 1 nymphs

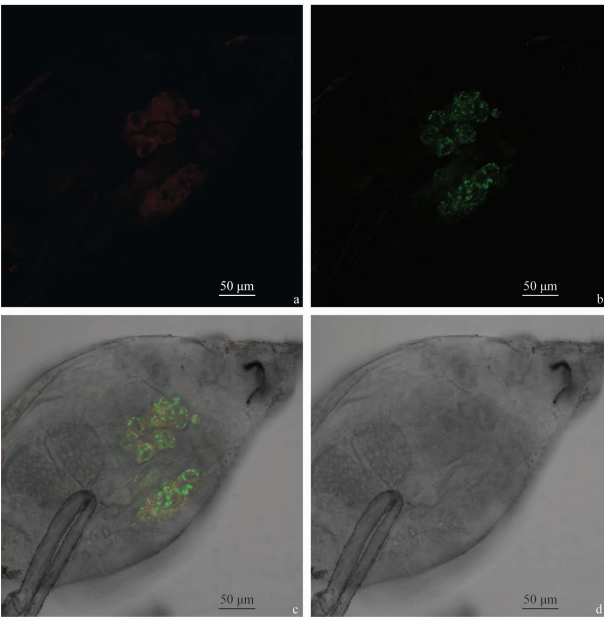
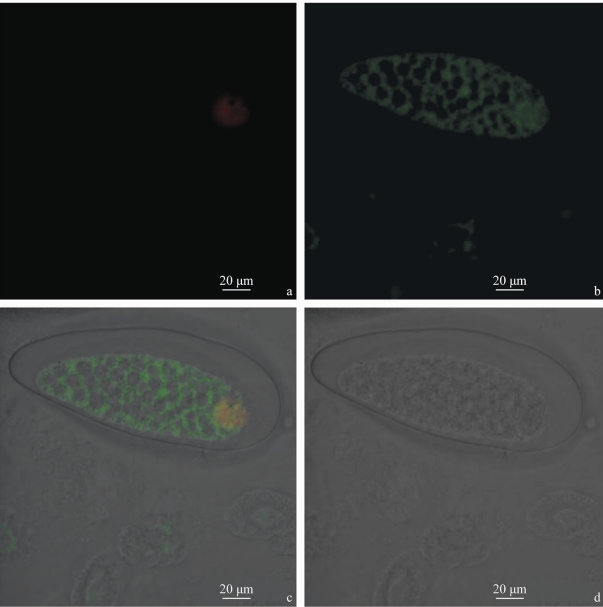


图 3 内共生菌 *Portiera* 和 *Hamiltonella* 在烟粉虱 MEAM 1 隐种成虫腹部的 FISH 定位
Fig. 3 FISH analysis of symbionts *Portiera* and *Hamiltonella* in *Bemisia tabaci* MEAM 1 adult abdomen

2.2 烟粉虱 MEAM1 隐种携带 *Portiera* 和 *Rickettsia* 的定位

经 FISH 检测发现 *Portiera* 和 *Rickettsia* 在烟粉虱 MEAM 1 隐种各虫态均有分布,初生内共生菌 *Portiera*“集中”分布于含菌细胞内,次生内共生菌

Rickettsia 分布在含菌细胞内,也“随机”分布于虫体其他部位或器官的两种分布类型(图 4~6)。



a: 红色荧光位置表示初生共生菌 *Portiera*; b: 绿色荧光位置表示次生共生菌 *Rickettsia*; c: 明场下两种探针的杂交结果; d: 加明场以示烟粉虱的位置。下同
a: Red indicates *Portiera* specific probe; b: Green represents probes specific to secondary symbionts *Rickettsia*; c: Hybridization results of two kinds of probes; d: bright field added to show whitefly position. The same below

图 4 内共生菌 *Portiera* 和 *Rickettsia* 在烟粉虱 MEAM 1 隐种卵的 FISH 定位
Fig. 4 FISH analysis of symbionts *Portiera* and *Rickettsia* in *Bemisia tabaci* MEAM 1 eggs

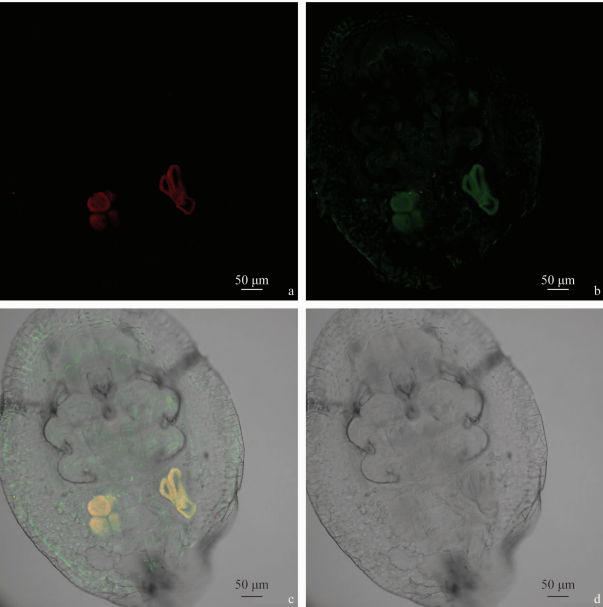


图 5 内共生菌 *Portiera* 和 *Rickettsia* 在烟粉虱 MEAM 1 隐种若虫的 FISH 定位
Fig. 5 FISH analysis of symbionts *Portiera* and *Rickettsia* in *Bemisia tabaci* MEAM 1 nymphs

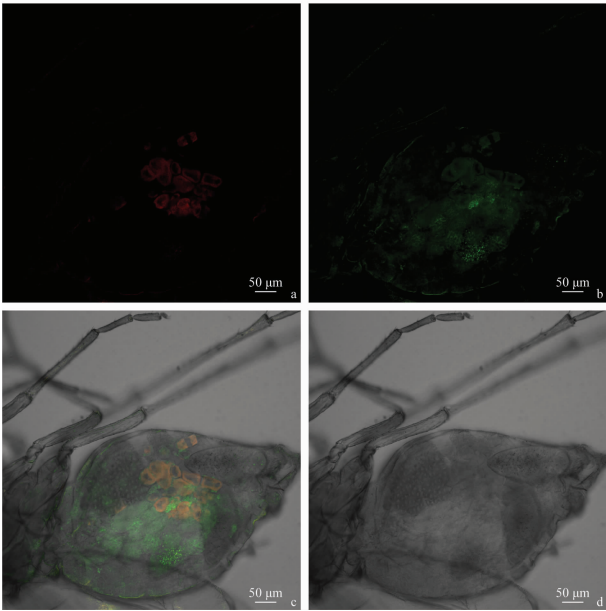


图 6 内共生菌 *Portiera* 和 *Rickettsia* 在烟粉虱 MEAM 1 隐种成虫腹部的 FISH 定位
Fig. 6 FISH analysis of symbionts *Portiera* and *Rickettsia* in *Bemisia tabaci* MEAM 1 adult abdomen

3 讨论

烟粉虱的初生内共生菌 *Portiera* 集中分布于含菌细胞中,能够为烟粉虱补充植物韧皮部汁液中缺失的营养物质,比如类胡萝卜素等。Gottlieb 等^[38]证实以色列的 MEAM 1 隐种和 MED 隐种的初生内共生菌均集中分布于含菌细胞中。Singh 等^[39]发现印度的 Asia I 和 Asia II 两个隐种均携带有初生内共生菌且均集中分布于含菌细胞中。我们的试验结果与前人的研究结果是一致的。

次生内共生菌 *Hamiltonella* 也广泛分布于不同的烟粉虱隐种和不同地理种群中。在我国,除了几种烟粉虱本地隐种外,入侵烟粉虱 MEAM 1 和 MED 两种隐种均携带有此内共生菌^[40]。本研究结果发现入侵我国的烟粉虱 MEAM 1 隐种携带的次生共生菌 *Hamiltonella* 分布于含菌细胞中但呈环形分布,包裹在初生共生菌的周边。Su 等^[41]发现我国烟粉虱 MED 种群携带有次生内共生菌 *Hamiltonella*,且通过原位杂交技术证实该菌的分布特征跟初生共生菌 *Portiera* 类似,主要分布于含菌细胞中。Gottlieb 等^[38]和 Singh 等^[39]均在不同烟粉虱隐种和不同地理种群中发现类似的结果。

本研究发现,烟粉虱 MEAM 1 隐种携带的 *Rickettsia* 不仅存在于含菌细胞中,还随机分布于其

他不同的器官和部位,证明 *Rickettsia* 在 MEAM 1 隐种中的分布包含“集中”分布和“随机”分布两种不同类型。类似地,Gottlieb 等^[25]对 MEAM1 烟粉虱中不同发育阶段的 *Rickettsia* 进行了定位观察,发现在卵期、若虫期以及成虫期均有分布。蛹期烟粉虱的 *Rickettsia* 主要存在肠道中,成虫期主要分布于腹部和肠道附近,集中分布于中肠中,推测其可能在食物消化过程中发挥作用;此外,*Rickettsia* 还随机分布于寄主全身^[25]。然而,Brumin 等^[31]利用电子荧光显微镜来研究 *Rickettsia* 入侵的特性,发现除含菌细胞外,烟粉虱的消化器官、唾液腺、生殖器官均被感染;同时观察到类似 *Rickettsia* 的信号附着在菌胞外表面并可能被菌胞吞噬,该现象与 Munderloh 和 Kurtti^[42]所报道的 *Rickettsia* 能通过引起吞噬泡的形成而频繁地在寄主细胞和组织之间移动的结论一致。总之,昆虫体内 *Rickettsia* 的分布研究为未知的细菌-昆虫间特殊相互作用和可能的传播途径提供了线索。

共生菌在寄主中的传播方式主要有水平传播和垂直传播两种。Caspi-Fluger 等^[30]研究发现 *Rickettsia* 菌可以通过寄主转移到植物韧皮部细胞中,植物作为 *Rickettsia* 菌水平传播的储存器介导了昆虫与共生菌之间的水平传播。而烟粉虱体内携带的内共生菌的垂直传播与含菌细胞有密切联系。Himler 等^[20]研究发现 *Rickettsia* 菌在烟粉虱体内通过母代垂直传播率达到 99.17%,在同一寄主植物上,感染 *Rickettsia* 菌的雄虫与未感染的雌虫之间没有水平传播。Brumin 等^[31]研究发现 *Rickettsia* 菌没有分布在含菌细胞内,而是通过早期侵入卵母细胞并存在于卵泡细胞和细胞质中,待卵子成熟后,它大部分被排除在外,然而,一些细菌细胞留在卵子中,确保它们转移到后代。*Rickettsia* 菌的垂直传播主要由卵母细胞介导而不是含菌细胞。初生内共生菌 *Portiera* 和次生内共生菌 *Hamiltonella* 存在于含菌细胞内^[38-39],并通过烟粉虱雌虫由含菌细胞垂直传递给子代。本研究结果证明 3 种共生菌均能通过烟粉虱雌虫垂直传播给子代,但是垂直传播的过程和机制有待进一步研究。

利用荧光原位杂交技术对烟粉 MEAM1 隐种携带的初生内共生菌 *Portiera* 和次生内共生菌 *Hamiltonella* 和 *Rickettsia* 定位研究表明,在烟粉虱各个发育阶段,3 种内共生菌均有分布,其中

Portiera 和 *Hamiltonella* 集中分布于含菌细胞中,而 *Rickettsia* 既分布于含菌细胞中,也均匀分布于虫体其他部位。这些结果一方面证明了 3 种共生菌均能通过烟粉虱雌虫完成垂直传播,同时也明确了这些共生菌在入侵烟粉虱 MEAM 1 隐种各个发育阶段的分布特征,研究结果为进一步揭示内共生菌参与的烟粉虱入侵机制打下基础。

参考文献

- [1] BROWN J K, FROHLICH D R, ROSELL R C. The sweet potato or silverleaf whiteflies; Biotypes of *Bemisia tabaci* or a species complex? [J]. Annual Review of Entomology, 1995, 40(1): 511 - 534.
- [2] OLIVEIRA M R V, HENNEBERRY T J, ANDERSON P. History, current status, and collaborative research projects for *Bemisia tabaci* [J]. Crop Protection, 2001, 20(9): 709 - 723.
- [3] JONES D R. Plant viruses transmitted by whiteflies [J]. European Journal of Plant Pathology, 2003, 109(3): 195 - 219.
- [4] WAN Fanghao, YANG Nianwan. Invasion and management of agricultural alien insects in China [J]. Annual Review of Entomology, 2016, 61(1): 77 - 98.
- [5] BOYKIN L M, SHATTERS R G J R, ROSELL R C, et al. Global relationships of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) revealed using Bayesian analysis of mitochondrial COI DNA sequences [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2007, 44(3): 1306 - 1319.
- [6] DE BARRO P J, LIU Shusheng, BOYKIN L M, et al. *Bemisia tabaci*: a statement of species status [J]. Annual Review of Entomology, 2010, 56(1): 1 - 19.
- [7] DINSDALE A, COOK L, RIGINOS C, et al. Refined global analysis of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodidae: Aleyrodidae) mitochondrial cytochrome oxidase 1 to identify species level genetic boundaries [J]. Annals of the Entomological Society of America, 2010, 103(2): 196 - 208.
- [8] LIU Shusheng, COLVIN J, DE BARRO P J. Species concepts as applied to the whitefly *Bemisia tabaci* systematics: How many species are there? [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2012, 11(2): 176 - 186.
- [9] FIRDAUS S, VOSMAN B, HIDAYATI N, et al. The *Bemisia tabaci* species complex: additions from different parts of the world [J]. Insect Science, 2013, 20(6): 723 - 733.
- [10] TAY W T, EVANS G A, BOYKIN L M, et al. Will the real *Bemisia tabaci* please stand up? [J/OL]. PLoS ONE, 2012, 7(11): e50550.
- [11] DALTON R. Whitefly infestations: the christmas invasion [J]. Nature, 2006, 443(7114): 898 - 900.
- [12] ZHANG Changrong, SHAN Hongwei, XIAO Na, et al. Differential temporal changes of primary and secondary bacterial

- symbionts and whitefly host fitness following antibiotic treatments [J/OL]. Scientific Reports, 2015, 5: 15898.
- [13] CHU Dong, ZHANG Youjun, BROWN J K, et al. The introduction of the exotic Q biotype of *Bemisia tabaci* from the Mediterranean region into China on ornamental crops [J]. Florida Entomologist, 2006, 89(2): 168–174.
 - [14] CHU Dong, WAN Fanghao, ZHANG Youjun, et al. Change in the biotype composition of *Bemisia tabaci* in Shandong province of China from 2005 to 2008 [J]. Environmental Entomology, 2010, 39(3): 1028–1036.
 - [15] PAN Huipeng, CHU Dong, GE Daqing, et al. Further spread of and domination by *Bemisia tabaci* biotype Q on field crops in China [J]. Journal of Economic Entomology, 2011, 104(3): 978–985.
 - [16] PASCUAL S, CALLEJAS C. Intra- and interspecific competition between biotypes B and Q of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) from Spain [J]. Bulletin of Entomological Research, 2004, 94(4): 369–375.
 - [17] HOROWITZ A R, GORMAN K, ROSS G, et al. Inheritance of pyriproxyfen resistance in the whitefly, *Bemisia tabaci* (Q Biotype) [J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 2003, 54(4): 177–186.
 - [18] DENNEHY T J, DEGAİN B A, HARPOLD V S, et al. Extraordinary resistance to insecticides reveals exotic Q biotype of *Bemisia tabaci* in the New World [J]. Journal of Economic Entomology, 2010, 103(6): 2174–2186.
 - [19] GHANIM M, KONTSEDALOV S. Susceptibility to insecticides in the Q biotype of *Bemisia tabaci* is correlated with bacterial symbiont densities [J]. Pest Management Science, 2009, 65(9): 939–942.
 - [20] HIMLER A G, ADACHI-HAGIMORI T, BERGEN J E, et al. Rapid spread of a bacterial symbiont in an invasive whitefly is driven by fitness benefits and female bias [J]. Science, 2011, 332(6026): 254–256.
 - [21] CHU D, GAO C S, DE BARRO P, et al. Further insights into the strange role of bacterial endosymbionts in whitefly, *Bemisia tabaci*: comparison of secondary symbionts from biotypes B and Q in China [J]. Bulletin of Entomological Research, 2011, 101(4): 477–486.
 - [22] SLOAN D B, MORAN N A. Endosymbiotic bacteria as a source of carotenoids in whiteflies [J]. Biology Letters, 2012, 8(6): 986–989.
 - [23] SANTOS-GARCIA D, FARNIER P A, BEITIA F J, et al. Complete genome sequence of “*Candidatus* Portiera aleyrodidarum” BT-QVLC, an obligate symbiont that supplies amino acids and carotenoids to *Bemisia tabaci* [J]. Journal of Bacteriology, 2012, 194(23): 6654–6655.
 - [24] RAO Qiong, ROLLAT-FARNIER P A, ZHU Dantong, et al. Genome reduction and potential metabolic complementation of the dual endosymbionts in the whitefly *Bemisia tabaci* [J]. BMC Genomics, 2015, 16(1): 226–239.
 - [25] GOTTLIEB Y, GHANIM M, CHIEL E, et al. Identification and localization of a *Rickettsia* sp. in *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2006, 72(5): 3646–3652.
 - [26] NIRGIANAKI A, BANKS G K, FROHLICH D R, et al. *Wolbachia* infections of the whitefly *Bemisia tabaci* [J]. Current Microbiology, 2003, 47(2): 93–101.
 - [27] BING Xiaoli, YANG Jiao, ZCHORI-FEIN E, et al. Characterization of a newly discovered symbiont in the whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2013, 79(2): 569–575.
 - [28] EVERETT K D E, THAO M L, HORN M, et al. Novel chlamydiae in whiteflies and scale insects; endosymbionts ‘*Candidatus* Fritschea bemisiae’ strain Falk and ‘*Candidatus* Fritschea eriococci’ strain Elm [J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2005, 55(4): 1581–1587.
 - [29] ZCHORI-FEIN E, BROWN J K. Diversity of prokaryotes associated with *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) [J]. Annals of the Entomological Society of America, 2002, 95(6): 711–718.
 - [30] CASPI-FLUGER A, INBAR M, MOZES-DAUBE N, et al. Horizontal transmission of the insect symbiont *Rickettsia* is plant-mediated [J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2012, 279(1734): 1791–1796.
 - [31] BRUMIN M, LEVY M, GHANIM M. Transovarial transmission of *Rickettsia* spp. and organ-specific infection of the whitefly *Bemisia tabaci* [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78(16): 5565–5574.
 - [32] CASS B N, HIMLER A G, BONDY E C, et al. Conditional fitness benefits of the *Rickettsia* bacterial symbiont in an insect pest [J]. Oecologia, 2015, 180(1): 169–179.
 - [33] CASS B N, YALLOUZ R, BONDY E C, et al. Dynamics of the endosymbiont *Rickettsia* in an insect pest [J]. Microbial Ecology, 2015, 70(1): 287–297.
 - [34] KLIOT A, CILIA M, CZOSNEK H, et al. Implication of the bacterial endosymbiont *Rickettsia* spp. in interactions of the whitefly *Bemisia tabaci* with tomato yellow leaf curl virus [J]. Journal of Virology, 2014, 88(10): 5652–5660.
 - [35] KONTSEDALOV S, ZCHORI-FEIN E, CHIEL E, et al. The presence of *Rickettsia* is associated with increased susceptibility of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) to insecticides [J]. Pest Management Science, 2008, 64(8): 789–792.
 - [36] CHIEL E, GOTTLIEB Y, ZCHORI-FEIN E, et al. Biotype-dependent secondary symbiont communities in sympatric populations of *Bemisia tabaci* [J]. Bulletin of Entomological Research, 2007, 97(4): 407–413.
 - [37] 罗晨, 姚远, 王戎疆, 等. 利用 mtDNA COI 基因序列鉴定我国烟粉虱的生物型 [J]. 昆虫学报, 2002, 45(6): 759–763.

- [30] RENZI M, MAZZAGLIA A, BALESTRA G M. Widespread distribution of kiwifruit bacterial canker caused by the European *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* genotype in the main production areas of Portugal [J]. *Phytopathologia Mediterra-*nea, 2012, 51(2): 402–409.
- [31] BUTLER M I, STOCKWELL P A, BLACK M A, et al. *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* from recent outbreaks of kiwifruit bacterial canker belong to different clones that originated in China [J/OL]. *PLoS ONE*, 2013, 8(2): e57464.
- [32] VANNESTE J L, YU J, CORNISH D A, et al. Identification, virulence, and distribution of two biovars of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* in New Zealand [J]. *Plant Disease*, 2013, 97(6): 708–719.
- [33] ABELLEIRA A, ARES A, AGUÍN O, et al. Current situation and characterization of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* on kiwifruit in Galicia (northwest Spain) [J]. *Plant Pathology*, 2014, 63(3): 691–699.
- [34] PRENCIPE S, NARI L, VITTONI G, et al. Effect of bacterial canker caused by *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* on postharvest quality and rots of kiwifruit ‘Hayward’ [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2016, 113: 119–124.
- [35] 张东方, 张琴, 郭杰, 等. 基于 MaxEnt 模型的当归全球生态适宜区和生态特征研究[J]. *生态学报*, 2017, 37(15): 5111–5120.
- [36] 叶永昌, 周广胜, 殷晓洁. 1961–2010 年内蒙古草原植被分布和生产力变化——基于 MaxEnt 模型和综合模型的模拟分析[J]. *生态学报*, 2016, 36(15): 4718–4728.
- [37] 孙颖, 秦大河, 刘洪滨. IPCC 第五次评估报告不确定性处理方法的介绍[J]. *气候变化研究进展*, 2012, 8(2): 150–153.
- [38] 王雷宏, 杨俊仙, 徐小牛. 基于 MaxEnt 分析金钱松适生的生物气候特征[J]. *林业科学*, 2015, 51(1): 127–131.
- [39] 王茹琳, 李庆, 封传红, 等. 基于 MaxEnt 的西藏飞蝗在中国的适生区预测[J]. *生态学报*, 2017, 37(24): 8556–8566.
- [40] YUE T X, FAN Z M, CHEN C F, et al. Surface modelling of global terrestrial ecosystems under three climate change scenarios [J]. *Ecological Modelling*, 2010, 222(14): 2342–2461.
- [41] ELITH J, GRAHAM C, ANDERSON R, et al. Novel methods improve prediction of species’ distributions from occurrence data [J]. *Ecography*, 2006, 29(2): 129–151.
- [42] PETITPIERRE B, KUEFFER C, BROENNIMANN O, et al. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders [J]. *Science*, 2012, 335(6074): 1344–1348.
- [43] 张海涛, 罗渡, 牟希东, 等. 应用多个生态位模型预测福寿螺在中国的潜在适生区[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(4): 1277–1284.
- [44] 韩阳阳, 王焱, 项杨, 等. 基于 Maxent 生态位模型的松材线虫在中国的适生区预测分析[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2015, 39(1): 6–10.
- [45] WANG Cong, HAWTHORNE D, QIN Yujia, et al. Impact of climate and host availability on future distribution of Colorado potato beetle [J/OL]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 4489.
- [46] 邵宝林, 王成华, 张婧, 等. 猕猴桃溃疡病菌在中国的适生性分析[J]. *植物保护*, 2016, 42(2): 146–150.
- [47] 孙华, 何茂萍, 胡明成. 全球变化背景下气候变暖对中国农业生产的影响[J]. *中国农业资源与区划*, 2015, 36(7): 51–57.
- [48] 陈超, 庞艳梅, 潘学标, 等. 气候变化背景下四川省气候资源变化趋势分析[J]. *资源科学*, 2011, 33(7): 1310–1316.
- [49] 沈永平, 王国亚. IPCC 第一工作组第五次评估报告对全球气候变化认知的最新科学要点[J]. *冰川冻土*, 2013, 35(5): 1068–1076.
- [50] 李森, 檀根甲, 李瑶, 等. 猕猴桃品种酚类物质及可溶性蛋白含量与抗溃疡病的关系[J]. *植物保护*, 2009, 35(1): 37–41.
- [51] 石志军, 张慧琴, 肖金平, 等. 不同猕猴桃品种对溃疡病抗性的评价[J]. *浙江农业学报*, 2014, 26(3): 752–759.
- [52] 张慧琴, 毛雪琴, 肖金平, 等. 猕猴桃溃疡病原菌分子鉴定与抗性材料初选[J]. *核农学报*, 2014, 28(7): 1181–1187.
- [53] 张杰, 敖子强, 吴永明, 等. 中华猕猴桃 (*Actinidia chinensis*) 在中国的适生性及其潜在地理分布模拟预测[J]. *热带地理*, 2017, 37(2): 218–225.
- [54] 张丽芳, 张鑫, 杨存建, 等. 四川省引种苍溪红心猕猴桃的适宜性研究[J]. *信阳师范学院学报(自然科学版)*, 2018, 31(3): 70–76.

(责任编辑: 田 喆)

(上接 29 页)

- [38] GOTTLIEB Y, GHANIM M, GUEGUEN G, et al. Inherited intracellular ecosystem: symbiotic bacteria share bacteriocytes in whiteflies [J]. *The FASEB Journal*, 2008, 22: 2591–2599.
- [39] SINGH R H, SINGH A, POPLI S, et al. Infection of bacterial endosymbionts in insects: a comparative study of two techniques viz PCR and FISH for detection and localization of symbionts in whitefly, *Bemisia tabaci* [J/OL]. *PLoS ONE*, 2015, 10(8): e0136159.
- [40] BING Xiaoli, RUAN Yongming, RAO Qiong, et al. Diversity of secondary endosymbionts among different putative species of the whitefly *Bemisia tabaci* [J]. *Insect Science*, 2013, 20(2): 194–206.
- [41] SU Qi, OLIVER K M, PAN H P, et al. Facultative symbiont *Hamiltonella* confers benefits to *Bemisia tabaci*, an invasive agricultural pest worldwide [J]. *Environmental Entomology*, 2013, 42: 1265–1271.
- [42] MUNDERLOH U G, KURTTI T J. Cellular and molecular interrelationships between ticks and prokaryotic tick-borne pathogens [J]. *Annual Review of Entomology*, 1995, 40: 221–243.

(责任编辑: 田 喆)