

烟粉虱热点问题研究进展*

张 灿^{1**} 王兴民¹ 邱宝利¹ 戈 峰² 任顺祥^{1***}

(1. 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;

2. 中国科学院动物研究所 农业虫害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

摘 要 重大农业害虫烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 在世界各地广泛分布传播, 对农业生产造成了极大的经济损失。为了准确掌握烟粉虱研究的国际、国内状况和前沿动态, 基于 Web of Science 引文数据库及中国知网 CNKI 数据库, 对烟粉虱相关文献进行了分析, 结果表明: 国际、国内的烟粉虱发文量总体不断增长, 研究队伍规模不断增大、基金项目不断增多, 烟粉虱研究日益受到重视。纵观烟粉虱相关文献, 国内外科学家的研究主要集中在烟粉虱的入侵与扩散、生物型/隐种、共生菌、抗药性、传播植物病毒、天敌等方面, 本文就这些热点问题进行综述, 以期对烟粉虱的进一步研究提供参考信息。

关键词 烟粉虱, 文献计量, 现状, 趋势, 起源

Review of current research on *Bemisia tabaci* (Gennadius)

ZHANG Can^{1**} WANG Xing-Min¹ QIU Bao-Li¹ GE Feng² REN Shun-Xiang^{1***}

(1. Department of Entomology, South China Agricultural University/ Engineering Research Center of Biological Control, Ministry of Education, Guangzhou 510640, China; 2. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract The global spread of *Bemisia tabaci* (Gennadius) has caused heavy losses of agricultural production. To better understand international, domestic and global trends in *B. tabaci* research, a bibliometric study of *B. tabaci* literature indexed by the Web of Science and CNKI database was carried out. The results indicate that the number of international and domestic publications, scale of research teams and funding of *B. tabaci* research are all growing, which shows that this pest is increasingly the focus of research interest. A review of recent literature on *B. tabaci* indicates that scientists are mainly focusing on its invasion and spread, biotypes and cryptic species, symbiotic bacteria, insecticide resistance, virus transmission and natural enemies. This paper briefly reviews these popular research topics to help researchers understand the current trends in *B. tabaci* research and provide references for further study.

Key words *Bemisia tabaci*, bibliometric analysis, present situation, tendency, origin

烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 属半翅目 (Hemiptera) 粉虱科 (Aleyrodidae), 是一类高度杂食性昆虫, 最早于 1889 年由 Gennadius 在希腊的烟草上发现。烟粉虱寄主植物多达 600

种 (Oliveira *et al.*, 2001), 其通过吸食植物汁液、分泌蜜露诱发煤污病、引起植物生理异常等方式危害, 还可传播多种病毒, 对作物生产造成了极大的经济损失 (万方浩等, 2009)。20 世纪 80

* 资助项目 Supported projects: 国家公益性行业(农业) 科研专项(201303019); 国家 973 项目(2013CB127600)

**第一作者 First author, E-mail: zhangcanmail@163.com

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

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

年代以来,随着全球贸易的增长,烟粉虱 MEAM1 隐种 (B 型) 借助花卉、苗木运输在世界各地快速传播,造成严重危害,被世界自然保护联盟列入全球 100 种最危险的入侵生物之一 (IUCN, 2004)。在我国,早在 20 世纪 40 年代就已有烟粉虱的记载 (周尧, 1949), 起初危害并不严重,直至 20 世纪 90 年代中期,由于外来烟粉虱 MEAM1 隐种 (B 型) 的入侵扩散,烟粉虱逐渐发展为我国蔬菜、花卉、烟草等作物上的主要害虫 (陈连根, 1997; 罗晨等, 2002; Wu *et al.*, 2003)。2003 年前后,全球各地区陆续发现烟粉虱 MED 隐种 (Q 型) 的入侵 (褚栋等, 2005; De Barro *et al.*, 2011), 至目前仍有不断加重和蔓延的趋势,使烟粉虱成为国际上农业生产及协作必须应对的重大有害生物。

1 烟粉虱文献分析

烟粉虱作为重要经济害虫,其危害方式多样,发生范围广大,入侵后极易暴发成灾,且难以阻断其扩张趋势,受到全世界学者的高度关注。对烟粉虱暴发原因、扩增机理等方面进行研究,探讨其可持续控制策略,不仅是保障农业生产的重要组成部分,而且能为同类害虫防治

提供科学指导意见。国内外科学家已认识到烟粉虱研究的重要性,为进一步提供学术交流机会、共享最新信息和科研成果,科学家们约定每 3~4 年举办一次国际烟粉虱会议,就全球范围内烟粉虱研究热点和关键问题展开研讨。自 1994 年在以色列召开第一次国际烟粉虱研讨会以来,至 2013 年已相继在波多黎哥 (1998)、西班牙 (2003)、美国 (2006)、中国 (2009)、希腊 (2013) 召开了 6 次国际会议。除了通过国际会议进行交流与合作,科技论文作为科研工作者开展科学研究的系统产出和理论结晶 (庞景安, 2005), 是知识共享的主要手段,并逐渐成为评估某个学科或领域科研情况的重要指标。对烟粉虱科技论文的统计和分析,不仅有助于把握该研究领域内著者、国家、地区和机构的研究现状和发展水平,而且可对其研究历史、趋势及影响进行综合评估和判断,下面从国际和国内烟粉虱科技论文、研究队伍及基金支持情况进行分析。

1.1 研究论文

基于 Web of Science 引文数据库对 1970 年至今的国际烟粉虱文献进行统计,共有 3 476 篇 SCI 收录的期刊与会议文章¹,近 20 年 (1995—2014 年) 的论文数见图 1。在前 10 年期间,烟

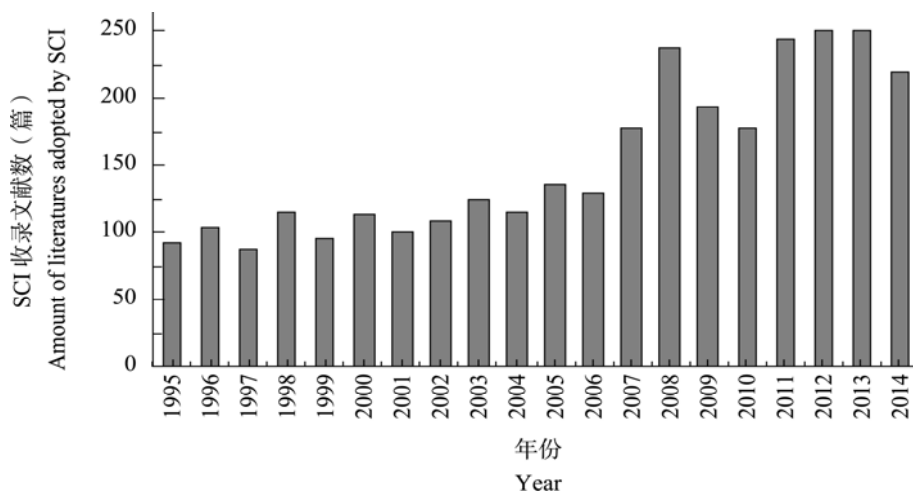


图 1 1995—2014 年 Web of Science 数据库中烟粉虱文献发表量

Fig. 1 Amount of publications of *Bemisia tabaci* literature indexed by Web of Science during 1995-2014

¹ 统计时间截止 2014 年 12 月 25 日, SCI 论文检索数据库为 Web of Science 核心合集。

粉虱的年均 SCI 发文量为 100 篇左右,保持较稳定水平。到 2008 年,发文量快速增加,达到 237 篇,此后回落,2011 年后保持在 250 篇左右水平(2014 年统计尚不完整),表明烟粉虱研究随着国际贸易及全球经济一体化迅速发展,在近 10 年日益受到关注和重视。

基于中国知网 CNKI 数据库对国内烟粉虱文献进行统计分析,共有 1 845 篇中文期刊与会议文章(图 2)。就中文文章来看,20 世纪 90 年代起,少数中国学者开始对烟粉虱进行相关报道,但发文数量有限,1995—1999 年间,相关的中文文章仅有几篇。此后随着 MEAM1 隐种(B 型)烟粉虱的入侵,烟粉虱相关研究规模不断扩大,到 2007 年,发文量达到最高(224 篇),自 2008 年起,CNKI 收录的烟粉虱相关研究论文逐渐回落,而同期的 SCI 论文大量增加,其原因主要是中国烟粉虱研究快速发展,逐渐接近世界先进水平,得到国际认可,以上增长趋势反映出对烟粉虱研究的迫切性和必要性。

1.2 研究队伍与机构

对 SCI 收录的烟粉虱相关论文进行整理和分析发现,全世界共有 92 个国家参与了烟粉虱研究并在该领域发表了文章,研究队伍还在不断增大。在前 20 位的国家中(图 3),美国已发表了烟粉虱相关 SCI 论文 1 293 篇,占发文量的

37.20%,中国的 SCI 论文数量排名第 2,为 380 篇,占 10.93%,其后是伊朗、英国、印度、巴西等国家。美国作为发文量最高的国家,近 30 年来烟粉虱相关 SCI 文献量变化趋势(图 4)能较好地反映烟粉虱的研究历史与热点问题。20 世纪 70—80 年代,美国已开始对烟粉虱进行研究,但相关文献仅有几篇到十几篇。直至 90 年代初,烟粉虱逐渐在美国暴发,文献产出量快速增加,与该时期烟粉虱的入侵及危害状况一致。

全世界有 600 多个机构参与了其研究,发文量前 20 的研究机构见表 1,主要包括各国农业研究中心,如美国农业部农业研究中心、以色列农业研究组织、中国农业科学院、澳大利亚科学与工业研究院、法国国家农业研究院以及很多综合性大学,如佛罗尼达大学、亚利桑那大学、加州大学、浙江大学、耶路撒冷希伯来大学、格林威治大学、华南农业大学等(表 1)。

综合 Web of Science 数据库及中国知网 CNKI 数据库,中国近 30 个研究机构参与了烟粉虱的研究,文献发表量居前 15 位的机构见表 2,浙江大学、中国农科院植物保护研究所、华南农业大学、中国农科院蔬菜花卉研究所、西北农林科技大学位居前 5 名,其中中国农业科学院(含植保所和蔬菜花卉所)、浙江大学、华南农业大学进入国际排名前 20 之列,表明中国在烟粉虱研究领域的整体研究上拥有较强实力。

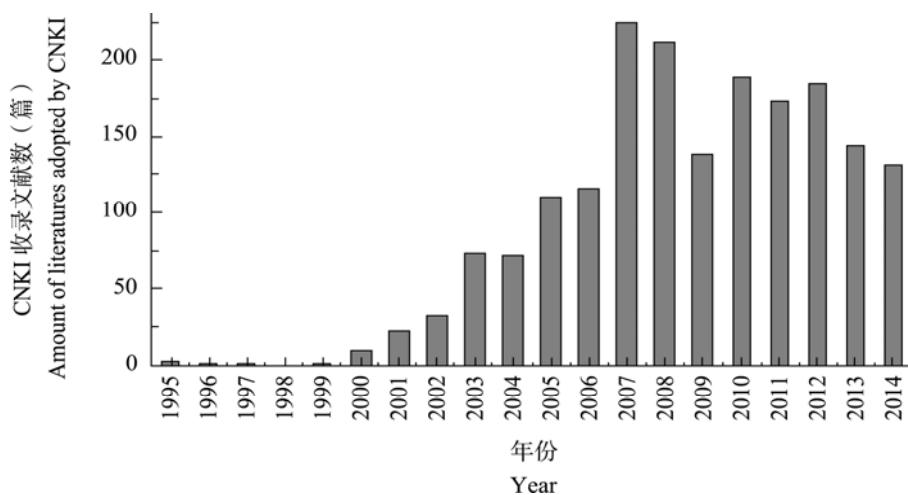


图 2 1995—2014 年中国知网数据库中烟粉虱文献发表量

Fig. 2 Amount of publications of *Bemisia tabaci* literature indexed by CNKI during 1995-2014

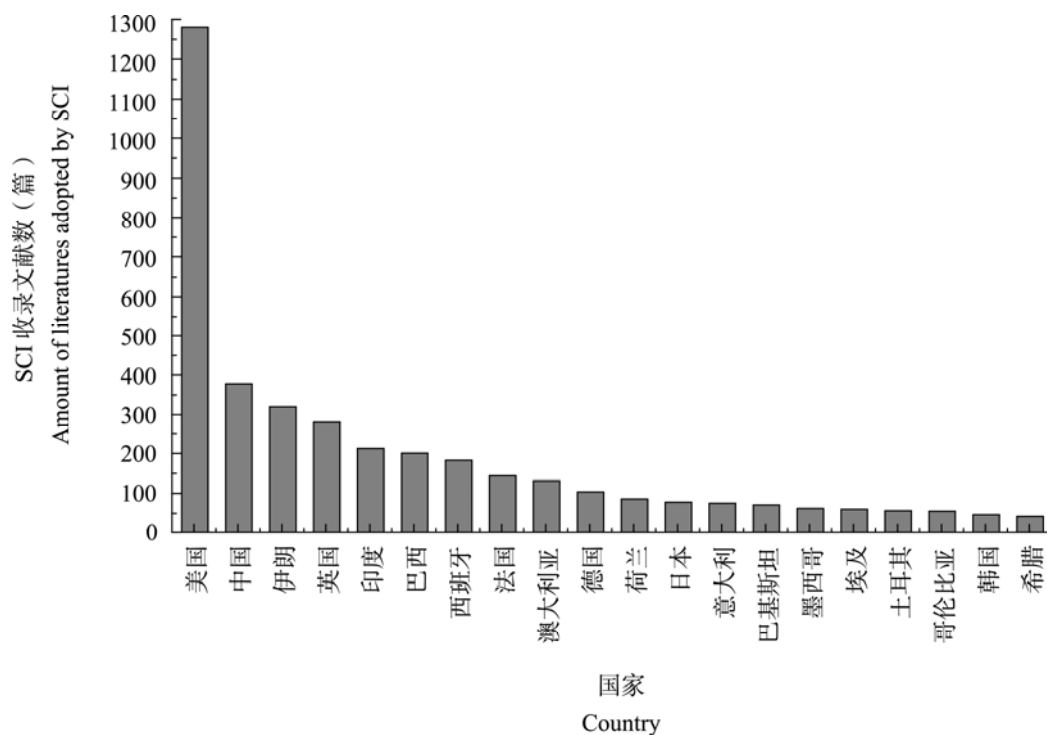


图 3 Web of Science 数据库中烟粉虱文献量总数居前 20 位的国家

Fig. 3 Top 20 countries of publishing literatures on *Bemisia tabaci* indexed by Web of Science

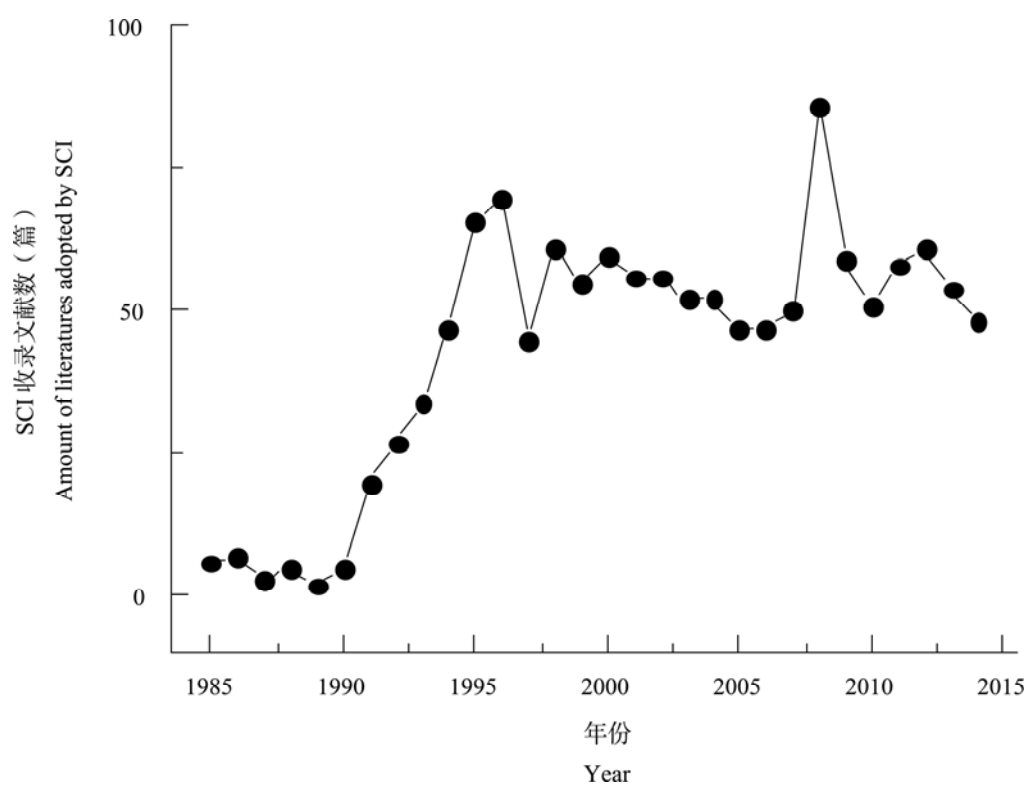


图 4 1985—2014 年 Web of Science 数据库中美国发表的烟粉虱文献量变化

Fig. 4 Changes of literatures of *Bemisia tabaci* published by America base on Web of Science during 1985-2014

表 1 Web of Science 数据库中烟粉虱文献量总数居前 20 位的研究机构
Table 1 Top 20 agency of publishing literatures on *Bemisia tabaci* indexed by Web of Science

序号 No.	研究机构 Research agency	SCI 论文 Literatures adopted by SCI	发文量百分比 Percentage of publishing literatures
1	美国农业部农业研究中心	500	14.38
2	美国佛罗尼达大学	210	6.04
3	亚利桑那大学	209	6.01
4	加州大学河滨分校	149	4.29
5	以色列农业研究组织	149	4.29
6	中国农业科学院	117	3.37
7	耶路撒冷希伯来大学	91	2.62
8	罗瑟斯塔研究所	89	2.56
9	浙江大学	83	2.39
10	澳大利亚科学与工业研究院	80	2.30
11	法国国家农业研究院	72	6.04
12	格林威治大学	70	6.01
13	以色列特拉维夫大学	70	4.29
14	西班牙农业化学和食品技术协会	67	4.29
15	加州大学戴维斯分校	55	3.37
16	华南农业大学	50	2.62
17	法国农业发展研究中心	48	2.56
18	瓦格宁根大学研究中心	47	2.39
19	巴西农牧研究院	47	2.30
20	美国康奈尔大学	40	6.04

表 2 中国烟粉虱文献量居前 15 位的机构
Table 2 Top 15 agency of publishing literatures on *Bemisia tabaci*

序号 No.	研究机构 Research agency	SCI 论文 Literatures adopted by SCI	中文论文 Literatures adopted by CNKI	合计 Total
1	浙江大学	83	69	151
2	中国农科院植保研究所	76	122	198
3	华南农业大学	50	116	166
4	中国农科院蔬菜花卉研究所	48	80	128
5	西北农林科技大学	36	19	55
6	中国农业大学	24	53	77
7	青岛农业大学	19	42	61
8	南京农业大学	18	35	53
9	北京市农林科学院	17	67	84
10	福建农林大学	13	69	82
11	中国科学院动物研究所	11	13	24
12	吉林农业大学	11	11	22
13	山东农业大学	8	45	53
14	扬州大学	6	70	76
15	河南农业大学	4	18	22

1.3 基金情况

在科研经费投入方面,自 2002 年来,国家自然科学基金委员会先后批准了 77 个烟粉虱相关项目(图 5),其中包括 2 个重点项目【Q 型烟粉虱优势寄生蜂的竞争性互作及稳定性控制机制(2010—2013);媒介昆虫-病毒-植物互作加剧生物入侵的过程和生理机制(2011—2014)】和 1 个重大国际合作项目【杀虫剂驱动 Q 烟粉虱替代 B 烟粉虱的分子机理及其调控机制(2015—2018)】。另外,国家基金资助的 1 个重大专项【双生病毒的分子机理(2014—2018)】未列入统计中。此外,2 个国家“973”计划项目【农林危险生物入侵机理与控制基础研究(2009—2013);天敌昆虫控制害虫机制及可持续利用研究(2013—2017)】;3 个公益性行业(农业)科研专项【粉虱类害虫可持续治理技术与集成示范(2008—2010);蔬菜黄化曲叶病毒病综合防控技术与示范(2010—2014);园艺作物重要粉虱类害虫综合防控技术与示范(2013—2017)】以及数个省部级基金研究内容也涵盖烟粉虱研究,这些项目为烟粉虱的基础研究提供了重要财力保障,其数量和资助金额的不断增加体现出我国对烟粉虱这个重大农业害虫研究的

的日益重视。

2 主要研究热点

烟粉虱研究的高频关键词包括生物型(Biotype)、复合种(Species complex)、隐种(Cryptic species)、系统发育关系(Phylogenetic relationship)、共生菌(Symbiotic bacteria)、抗药性(Insecticide resistance)、病毒感染(Virus infection)和自然天敌(Natural enemy)等,纵观烟粉虱相关文献,其研究主要集中在其入侵与扩散、生物型/隐种的鉴定、与共生菌的关系、抗药性、传播植物病毒、天敌等方面,下面就这些热点问题逐一进行简要概述。

2.1 烟粉虱的入侵与扩散

相关的种群进化重构分析表明,烟粉虱起源于撒哈拉以南的非洲(Leshkowitz *et al.*, 2006),随后在世界各地广泛传播并暴发成灾,现已分布于除南极洲外各大洲的 100 多个国家和地区(De Barro *et al.*, 2011; Barbosa *et al.*, 2014)。由于其高度的杂食性和抗药性、加上国际间贸易交流日益频繁,目前只有少数国家未受入侵(图 6)(CABI, 2014)。因地理环境、气候不同等原因,不同地区烟粉虱的分布情况存在一定差异。

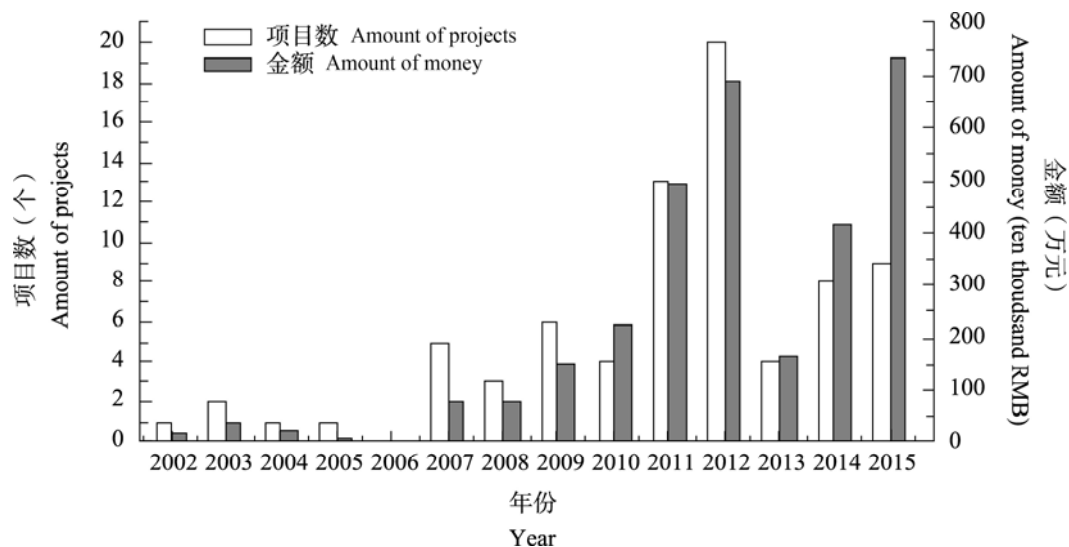


图 5 国家自然科学基金中烟粉虱相关项目情况

Fig. 5 Projects related to *Bemisia tabaci* founded by National Natural Science Foundation of China

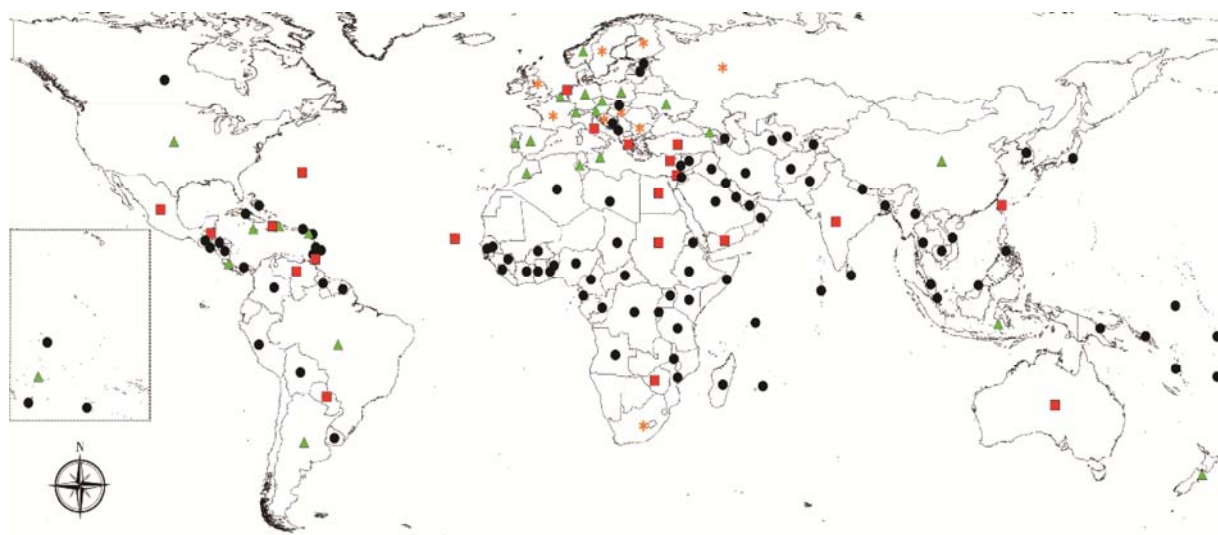


图 6 烟粉虱在世界的分布情况

Fig. 6 Distribution of *Bemisia tabaci* in the world

- 存在，资料较少；■ 广泛分布；▲ 局部地区分布；* 偶有发生或较少报道（CABI，2014）。
● Present, no further details; ■ Widespread; ▲ Localised; * Occasional or few reports (CABI, 2014).

在高纬度地区，如加拿大，烟粉虱为害仅发生在温室作物中，且主要是 MEAM1 隐种（B 型），室外并不存在其野生种群。在不列颠群岛、斯堪的纳维亚半岛等地区，烟粉虱只是在局部有限的区域内发生，或者仅有少数报道。在整个欧洲来看，由于采取严格的防控政策，除了比利时和意大利北部地区仍发现较多野生烟粉虱种群分布外，在大部分国家烟粉虱都得到了较好的控制（CABI，2014）。而在撒哈拉以南的非洲，加勒比海群岛、拉丁美洲、阿拉伯半岛至中亚、南亚、东亚以及东南亚、澳洲、大洋洲群岛等广阔的低纬度地区均出现烟粉虱集中分布（Gnankine *et al.*, 2013）。

烟粉虱 MEAM1 隐种于 20 世纪 90 年代侵入我国，现已分布在除西藏、宁夏、青海外的其他省份（刘银泉和刘树生，2012），成为我国蔬菜、花卉上的主要害虫（Ren *et al.*, 2001；Qiu *et al.*, 2003；Wu *et al.*, 2003）。烟粉虱 MED 隐种（Q 型）最早发现于 2003 年（褚栋等，2005），现已广泛分布的 29 个省区，包括我国最北部省份黑龙江省（Ahmed *et al.*, 2009；沈媛等，2010）。但自 2005 年以来，MED 隐种在一些地区比

MEAM1 隐种烟粉虱更具优势，并且有取代 MEAM1 隐种和本地近缘种的趋势（Hu *et al.*, 2011；任顺祥等，2011）。这很可能是由于 MED 隐种对大量使用的新烟碱类杀虫剂有较强抗性（沈媛等，2010；Pan *et al.*, 2011；许丽丽等，2014）。

2.2 生物型/隐种的鉴定与争论

关于烟粉虱是一个包含多个生物型的单一物种，还是由多个隐种组成的复合种的争议已经持续了多年，其分类地位经历了生物型（Biotype）、宗（Race）、遗传群（Genetic groups）、推论种（Putative species）、隐种（Cryptic species）的变化（Perring, 2001；De Barro, 2011；Tay *et al.*, 2012；Boykin, 2014），但至今仍没有达成统一。要解决这个问题，第一步要做的就是明确烟粉虱鉴定方法。此前烟粉虱分类的依据主要是 4 龄若虫（伪蛹）的形态特征，辅以寄主范围、生物学特性和传毒能力等。然而，由于寄主植物、地理分布等原因，4 龄若虫的形态变异很大，给其分类界定带来很大困难。随着分子生物技术的发展，酯酶表型、RAPD、PCR-RFLP、线粒体

细胞色素氧化酶 I (mtCO I) 序列测定等方法被运用到烟粉虱鉴定中。2010 年, 以 mtCO I 基因序列为基础的分子生物学证据表明烟粉虱应该是由至少 24 个形态上无法鉴别的姊妹种组成的复合种, 这些种的 mtCO I 基因之间都有至少 3.5% 的序列差异度 (Sequence pairwise divergence) (Dinsdale, 2010; De Barro, 2011)。到 2013 年, 复合种已界定了 36 个隐种 (Hu *et al.*, 2011; Marubayashi *et al.*, 2012; Parrella *et al.*, 2012; Tay *et al.*, 2012; Firdaus *et al.*, 2013)。然而, 仅以 CO I 基因序列差异作为区分种的依据缺乏足够的说服力 (Leshkowitz, 2006)。近来, Hsieh (2014) 等人在 mtDNA 基础上, 又增加 3 个单拷贝核基因序列作为参考, 认为烟粉虱该被界定为不同的种, 进一步补充了核基因证据。另外, 交配行为研究对种的界定有重要的参考价值, Xu 等 (2010) 对烟粉虱进行了杂交实验, 不同生物型个体之间的交配在大多数情况下不能发生, 且杂交不产生二倍体雌性后代, 仅产生单倍体雄性后代, 基因交流受到阻碍, 进一步支持了烟粉虱的生物型应该被定为新种的观点。但由于烟粉虱复合体所含的隐种/生物型太多, 要进行两两杂交需要巨大的工作量, 目前的生殖隔离证据仍显不足。

另一方面, 要对界定理论进行统一和补充。2007 年, Boykin 等把 Bayesian 系统发育分析技术应用到阐明世界范围内烟粉虱 CO I 基因序列之间的关系上, 产生了第一个烟粉虱复合种的系统发育树, 显示烟粉虱存在 12 个主要遗传群, 此后, 对 CO I 基因的研究成为主要研究热点。CO I 基因序列差异度大于 3.5% 被认为是界定两个不同种的标准 (Dinsdale *et al.*, 2010), 然而, 烟粉虱的一些隐种之间序列差异度接近 3.4%, 对物种层面的划分界限显得有些保守与尴尬, 有待进一步分析和完善。只有运用更多的基因信息, 才有可能更进一步分析烟粉虱不同谱系与种系之间的亲缘关系 (刘银泉和刘树生, 2012)。

2013 年 5 月, 在希腊召开的第一届国际粉虱大会, Tay 等 (2013) 提议将 MED 隐种、New

World 2 隐种、AsiaII 8 隐种的分类地位提升到种, 分别命名为: *B. tabaci*、*B. inconspicua*、*B. gossypiperda*, 而 MEAM1 隐种的分类地位未被确定。至此, *B. tabaci* 复合种中分布最为广泛、危害最大的两个成员: MED 隐种和 MEAM1 隐种已经历了多次重新命名, 从其命名变化的历史来看, 烟粉虱作为一个遗传高度分化的种群集合, 其下属种群已不再被当作生物型, 但是统一的命名方法有待国内外专家进一步商榷。

我国烟粉虱种类多样性丰富, 已发现本地隐种达 13 个, 其中包括先前所称的 Q 型、B 型、ZHJ-1 型、ZHJ-2 型、ZHJ-3 型、以及 Cv 型 6 种生物型, 主要分布在南部及包括海南岛和台湾岛的东南沿海地区, 隐种的多样性由南向北逐渐降低 (刘银泉和刘树生, 2012)。

2.3 烟粉虱与共生菌关系

内共生菌在以韧皮部汁液为食的半翅目昆虫 (如蚜虫、粉虱、蚧虫等) 中普遍存在, 它们被认为与昆虫营养生理密切相关。烟粉虱内共生菌的多样性十分丰富, 目前已鉴定 1 种原生共生菌和 6 种次生共生菌。原生共生菌 *Portiera* 在所有粉虱物种中都存在, 其功能与合成必需氨基酸有关 (Thao and Baumann, 2004), 与寄主烟粉虱具有高度的协同进化关系。目前已发现的次生共生菌有 6 类: *Hamiltonella*, *Wolbachia*, *Rickettsia*, *Fritchea*, *Cardinium* 及 *Arsenophonus*。次生共生菌对烟粉虱的发育与分化有多方面影响, 如 *Wolbachia* 可引起胞质不亲和, 雄性致死现象 (Werren, 1997); Fang 等 (2014) 发现感染 *Cardinium* 的 MED 隐种 (Q 型) 在竞争能力和适合度上均比未感染的个体低, 且感染和未感染个体不存在生殖隔离; Brumin 等 (2011) 通过 qRT-PCR 研究发现, MEAM1 隐种 (B 型) 耐热性的增加与其特异性热休克蛋白无关, 而与 *Rickettsia* 数量减少有关; 李绍建 (2014) 发现取食棉花韧皮部含有 *Wolbachia* 与 *Rickettsia* 的烟粉虱比取食阴性棉花植株 (不含 *Wolbachia* 与 *Rickettsia*) 的个体发育速率快、存活率高。

不同隐种或者同一隐种不同地理种群, 其体

内的次生共生菌类群与含量会有很大的不同 (Pan *et al.*, 2012)。Chu 等 (2011) 对中国 MEAM1 隐种和 MED 隐种进行抽样检测, 均未检测到 *Fritschea*, 两种烟粉虱中 *Hamiltonella* 含量为检测到的 5 种共生菌中最高, 而 *Arsenophonus* 含量为最少。Chiel 等 (2007) 对以色列不同烟粉虱种群的内共生菌检测发现, *Rickettsia* 在 MEAM1 隐种和 MED 隐种体内均有分布; Pan 等 (2012) 对采自我国大部分省份的 MEAM1 隐种和 MED 隐种种群的检测结果也证明了 *Rickettsia* 在 MEAM1 隐种和 MED 隐种体内的感染, 但在浙江, *Rickettsia* 在 MEAM1 隐种和 MED 隐种体内的感染率分别为 100% 和 0 (Shan *et al.* 2014)。在土耳其的不同烟粉虱中, *Rickettsia* 在 MEAM1 隐种和 MED 隐种中也均有感染, 且 MEAM1 隐种中含量较高; 另外两种次生共生菌 *Arsenophonus* 和 *Wolbachia* 仅在 MED 隐种中检测到, 而 *Hamiltonella* 仅在 MEAM1 隐种中发现 (Karut and Tok, 2014)。推测不同烟粉虱地理种群内共生菌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。此外, 烟粉虱可通过取食将 *Wolbachia* 与 *Rickettsia* 传入棉花植株, 此后阴性烟粉虱可通过取食已获菌棉花叶片而感染新的共生菌, 且可在世代间垂直传播 (李绍建, 2014), 共生菌水平传播现象的发现在一定程度上诠释了为何自然界中共生菌会如此广泛存在于节肢动物体内。

2.4 烟粉虱的抗药性

由于化学杀虫剂的滥用, 烟粉虱已对包括有机磷类、氨基甲酸酯、拟除虫菊酯、环戊二烯类、新烟碱类和昆虫生长调节剂在内的多种杀虫剂产生了抗性 (Cahill, 1996; Ahmad, 2002; Kady and Devine, 2003; Horowitz *et al.*, 2004; Roditakis *et al.*, 2005)。监测发现, 不同隐种对杀虫剂的敏感性不同 (Horowitz and Ishaaya, 2014), 如 MEAM1 隐种 (B 型) 对高效氯氰菊酯存在 20 倍左右的本底抗性, 特有的一条酯酶带 E0.14, 对拟除虫菊酯有直接的降解作用 (Byrne *et al.*, 2000), 这也可能是拟除虫菊酯类杀虫剂大量使用

后 MEAM1 隐种种群大暴发的重要成因之一。在 MED 隐种 (Q 型) 入侵我国后的开始几年间, 由于新烟碱类杀虫剂的大量使用, MED 隐种已表现出较为稳定的抗性, 而 MEAM1 隐种则仍较为敏感 (边海霞等, 2011; Rao *et al.*, 2012), 这解释了 MED 隐种在一些地区会取代 MEAM1 隐种的原因 (Horowitz *et al.*, 2005)。

烟粉虱的抗药性机制包括酯酶、多功能氧化酶代谢作用的增强 (Prabhaker *et al.*, 1988)、乙酰胆碱酯酶不敏感 (Cottage and Gunning, 2002) 以及钠离子通道基因突变引起的神经敏感性下降 (王利华和吴益东, 2004) 等。研究表明, 细胞色素 P450 单氧化酶与烟粉虱对吡虫啉、噻虫嗪等抗性高度相关 (Nauen *et al.*, 2002; Yang *et al.*, 2013), 单个 P450 基因 (CYP6CM1) 的过表达影响 MEAM1 隐种和 MED 隐种对吡虫啉的抗性 (Karunker *et al.*, 2008; Rao *et al.*, 2012; Yuan *et al.*, 2012), 而且, MED 隐种对杀虫剂表现出比 MEAM1 隐种更强的解毒代谢能力 (Guo *et al.*, 2014)。

2.5 烟粉虱传播的植物病毒

烟粉虱除了通过吸食寄主植物汁液产生直接危害, 还会通过分泌蜜露诱发煤污病、传播病毒病造成间接危害, 给许多国家的农业生产造成了巨大损失 (Oliveira *et al.*, 2001; Dalton, 2006)。烟粉虱是粉虱类群中传毒种类最多的传毒媒介, 据统计, 烟粉虱所传播的病毒种类超过 150 种 (Lapidot and Polston, 2010), 最重要的是双生病毒组 Geminiviridae 菜豆金色花叶病毒属 *Begomovirus*、长线形病毒科 Closteroviridae 长线状病毒属 *Crinivirus* 及马铃薯 Y 病毒科 Potyviridae 番薯属病毒属 *Ipomovirus* 的病毒, 其中研究最多的为番茄黄化曲叶病毒 (*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV)。由双生病毒引起的番茄黄化曲叶病是一种毁灭性病害, 严重时可导致番茄 100% 损失, 并已蔓延至菜豆及辣椒等作物。

烟粉虱一旦获毒, 则会终生带毒 (Li *et al.*, 2010), 不同虫态和个体对病毒的传播能力不同,

获毒、传毒时间各有不同。MEAM1 隐种和 MED 隐种都能传播多种双生病毒, 是 TYLCV 的高效媒介 (Li *et al.*, 2010)。Czosnek 等 (2002) 的研究表明烟粉虱在雌雄个体间可通过交配传播病毒, 并可通过垂直传播将病毒传给子代。烟粉虱传播双生病毒的虫态是成虫, 各龄期若虫虽然可以获取但不能传毒。Czosnek 和 Ghanim (2010) 发现, 烟粉虱雌虫对 TYLCV 的传播效率较雄性高出近 5 倍, 且侵染植物的能力会随虫龄增大而下降 (Zeidan and Czosnek, 1991); 不同隐种在获毒后侵染寄主能力有所差异, 如带 TYLCV 病毒的 MED 隐种比不带毒 MED 隐种和带毒 MEAM1 隐种对寄主植物的防御功能有较强的抑制作用 (Shi *et al.*, 2014)。

烟粉虱传播双生病毒的方式为循环型, 即通过取食从已感染病毒的植物中获取病毒, 病毒在烟粉虱体内按食道-前肠-中肠-血淋巴-唾液腺的顺序转移。双生病毒通过口腔进入消化道后, 到达中肠内的一个特化结构——滤室 (Filter chamber), 在热激蛋白 HSP70 的协助下进行肠液循环 (Gotz *et al.*, 2012), 之后与内共生菌 *Hamiltonella* 产生的 GroEL 蛋白相互作用并转移至血淋巴, 该类蛋白可保护病毒粒子在血淋巴中不被降解 (Gottlieb *et al.*, 2010)。随后, 病毒穿过血淋巴到达唾液腺, 并在取食时将分泌的唾液吐至植物上, 再次侵染 (Ghanim *et al.*, 2001; Ghanim, 2014)。烟粉虱传毒是昆虫-病毒-植物互作的复杂过程, 涉及多种病毒受体和蛋白的参与, 目前这些相关蛋白的功能还不清楚, 仍需进行大量研究。

2.6 烟粉虱的天敌

利用天敌昆虫和虫生真菌等进行生物防治是控制烟粉虱发生与危害的重要技术措施。烟粉虱的天敌种类丰富多样, 在全世界范围内, 捕食性天敌涉及 9 目 34 科 191 种 (Gerling *et al.*, 2001; Arnó *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2011), 包括瓢虫、草蛉、捕食螨、蜘蛛等多种类群, 涵盖鞘翅目 Coleoptera、脉翅目 Neuroptera、半翅目 Hemiptera、双翅目 Diptera、膜翅目 Hymenoptera、螳螂目

Odonata、缨翅目 Thysanoptera、蜱螨目 Acarina、蜘蛛目 Araneae 等。烟粉虱的寄生性天敌集中在蚜小蜂科 Aphelinidae, 此外在广腹细蜂科 Platygasteridae、棒小蜂科 Signiphoridae 和跳小蜂科 Encyrtidae 也有少量种类, 总共 4 科 7 属 115 种 (Gerling *et al.*, 2001; Arnó *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2011; 王继红等, 2011)。目前, 多种天敌昆虫已被美国、澳大利亚、中国等国家引进和规模化繁殖, 应用最多的主要是恩蚜小蜂属 *Encarsia* 和桨角蚜小蜂属 *Eretmocerus* 的种类, 其中丽蚜小蜂 *Encarsia formosa*、蒙氏桨角蚜小蜂 *Eretmocerus mundus* 等已被商品化生产, 取得良好的控制效果 (Liu, 2007; 何笙等, 2013)。此外, 植绥螨也具有很大应用潜力, 盛福敬 (2013) 发现东方钝绥螨 *Amblyseius orientalis* 能有效抑制烟粉虱种群数量增长, 已探讨出规模化饲养及商品化生产方法。

不同天敌间存在群内捕食、资源竞争等现象, 如寡食性的刀角瓢虫 *Serangium parcesetosum* 优先捕食未被寄生过的烟粉虱若虫 (Al-Zyoud and Sengonca, 2004), 而多食性的长足瓢虫 *Hippodamia convergens* 倾向于捕食已被桨角蚜小蜂属 *Eretmocerus* 寄生的若虫 (Naranjo, 2007)。在寄生性天敌中, 存在着多重寄生、自复寄生等现象, 如桨角蚜小蜂 *Eretmocerus eremicus* 和 *Eretmocerus sophia* 会因竞争等原因互相重寄生 (Collier and Hunter, 2001), 这种天敌间的相互作用, 会造成双方种群的削弱, 对生物防治效果带来消极影响。

已报道的昆虫病原真菌主要属于丝孢目 Hyphomycetales、球壳孢目 Sphaeropsidales、虫霉目 Entomophthorales, 常见的有球孢白僵菌 *Beauveria bassiana*、粉虱座壳孢 *Aschersonia aleyrodis*、蜡蚧轮枝菌 *Verticillium lecanii*、玫烟色棒束孢 *Isaria fumosorosea* 等, 对烟粉虱具有较强的致病性。因受环境因素的影响, 单纯利用虫生真菌防治烟粉虱表现出周期长、见效慢及不稳定等特点, 并不能达到良好的防治效果。近年来, 研究人员就虫生真菌商品化生产及其致病效果改进做了大量工作。其中, 蜡蚧轮枝菌、座壳

孢菌、玫烟色棒束孢、球孢白僵菌已分别在荷兰和美国商品化生产并应用,对烟粉虱有较好的控制作用(肖燕等,2001;黄振等,2007)。最新研究发现,将玫烟色棒束孢与噻虫嗪或吡虫啉混配、球孢白僵菌与表面活性剂混配,能达到良好的增效作用(Berna *et al.*, 2014; Mascarín *et al.*, 2014; Zou *et al.*, 2014)。

3 展望

本文以相关文献数据为基础,从不同角度的分析表明,“超级害虫”烟粉虱在科学研究中具有很高关注度和重要性。尽管众多团队在烟粉虱研究领域进行了大量研究,取得了重大突破,然而由于烟粉虱具有遗传结构复杂、适应能力强、传播植物病毒等特点,加上全球气候变暖、温室栽培推广等原因,烟粉虱的大发生趋势尚不能得到有效控制,仍需进一步加强研究。

目前我国除在浙江、山东、广东、北京等少数省区经持续调查、监测,获得较多烟粉虱隐种数据外,其他省份的烟粉虱资料仍大量缺乏。不同隐种在不同区域的分布情况、危害程度、抗药性等信息尚不完善,其传播途径和模式、扩张趋势等也尚不清晰,究其原因,主要是烟粉虱体型小、各隐种间形态相似、寄主范围广、极易产生遗传分化等,进行全国性的调查存在较大难度。近年来,烟粉虱快速鉴定技术已逐步发展,为其准确鉴定及种群动态跟踪提供了基础手段(Hsieh *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2014)。在该类方法的基础上,扩大调查范围,补充烟粉虱隐种地理分布、寄主植物、为害程度等信息,建立烟粉虱数据库及数字化监测预警系统,为烟粉虱防治提供技术服务。准确的监测预报,需要对不同地区烟粉虱隐种进行准确界定,其分类地位关系到灾害情况、防治方法等方面,要求我们尽快将其分类方法进行统一,对此,除了运用更多的分子手段进行种系发生分析外,还要尽量补充不同隐种间杂交实验的数据。

烟粉虱能够携带多种内共生菌,对共生菌多样性和传播特点进行深入研究,阐明次生共生菌

对烟粉虱生理发育的功能,解析其对烟粉虱的种内分化及进化机制等方面的影响,对揭示烟粉虱入侵过程中的适应和扩散机制有重大意义。双生病毒结构简单、极易发生重组、变异速度快,全面调查不同地区、不同株系病毒引起的病害症状和危害程度,分析双生病毒的起源及亲缘关系,采用基因工程、RNAi 干扰技术等现代分子生物学手段,加强抗病品种选育和推广,是番茄黄化曲叶病有效控制的基础。烟粉虱-共生微生物-植物的互作关系是决定流行病害和种群动态的重要因子,研究入侵烟粉虱与共生微生物互利共生关系,是烟粉虱入侵机制的重要补充。重点探讨病原微生物间的相互作用,即共生菌-病毒间的保护关系,是制定烟粉虱及传播的病毒病控制的理论基础,通过物理、化学及分子生物学等方法消除、抑制或改造内共生菌,切断病毒传播途径,实现烟粉虱的有效控制。

参考文献 (References)

- Ahmad M, Arif MI, Ahmad Z, Denholm I, 2002. Cotton whitefly (*Bemisia tabaci*) resistance to organophosphate and pyrethroid insecticides in Pakistan. *Pest Management Science*, 58(2): 203–208.
- Ahmed MZ, Shen Y, Jin GH, Ren SX, Du YZ, Qiu BL, 2009. Population and host plant differentiation of the sweet potato whitefly, *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae), in East, South and Southwest China. *Acta Entomologica Sinica*, 52(10): 1132–1138.
- Al-Zyoud F, Sengonca C, 2004. Prey consumption preferences of *Serangium parcesetosum* Sicard (Col., Coccinellidae) for different prey stages, species and parasitized prey. *Journal of Pest Science*, 77(4): 197–204.
- Arnó J, Gabarra R, Liu TX, Simmons AM, Gerling D, 2010. Natural enemies of *Bemisia tabaci*: predators and parasitoids // Stansly PA, Naranjo SE (eds.). *Bemisia: Bionomics and Management of a Global Pest*. New York: Springer. 385–421.
- Barbosa LD, Marubayashi JM, De Marchi BR, Yuki VA, Pavan MA, Moriones E, Navas-Castillo J, Krause-Sakate R, 2014. Indigenous American species of the *Bemisia tabaci* complex are still widespread in the Americas. *Pest Management Science*, 70(10SI): 1440–1445.
- Bernal G, Paola E and Álvarez G, Isabel M, Mogollón Z, Victoria M, 2014. Compatibilidad in vitro de isaria fumosorosea (wize)

- brown y smith (hypocreales: clavicipitaceae) con plaguicidas comerciales. *Acta Agronómica*, 63(1): 48–54.
- Bian HX, Mu CQ, Guo XJ, Luo C, Zhi JR, 2011. Control effects and toxicities of six insecticides against *Bemisia tabaci* Q biotype. *Plant Protection*, 37(5): 201–205. [边海霞, 穆常青, 郭晓军, 罗晨, 鄧军锐, 2011. 6 种杀虫剂对 Q 型烟粉虱的田间防治效果及抗性测定. *植物保护*, 37(5): 201–205.]
- Boykin LM, 2014. *Bemisia tabaci* nomenclature: lessons learned. *Pest Management Science*, 70 (10): 1454–1459.
- Boykin LM, Shatters RG, Rosell RC, McKenzie CL, Bagnall RA, De Barro P, Frohlich DR, 2007. Global relationships of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) revealed using Bayesian analysis of mitochondrial CO I DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44(3): 1306–1319.
- Brumin M, Kontsedalov S, Ghanim M, 2011. *Rickettsia* influences thermotolerance in the whitefly *Bemisia tabaci* B biotype. *Insect Science*, 18(1): 57–66.
- Byrne FJ, Gorman KJ, Cahill M, Denholm I, Devonshire AL, 2000. The role of B-type esterases in conferring insecticide resistance in the tobacco whitefly, *Bemisia tabaci* (Genn). *Pest Management Science*, 56(10): 867–874.
- Cahill M, Gorman k, Day S, Denholm H, 1996. Baseline determination and detection of resistance to imidacloprid in *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Bulletin of Entomological Research*, 86(4): 343–349.
- CBAI: Invasive Species Compendium. [Online] Available: <http://www.cabi.org/isc/datasheet/8927>.
- 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变异. *上海交通大学学报(农业科学版)*, 15(3): 186–189, 208.]
- Chiel E, Gottlieb Y, Zchori-Fein E, Mozes-Daube N, Katzir N, Inbar M, Ghanim M, 2007. Biotype-dependent secondary symbiont communities in sympatric populations of *Bemisia tabaci*. *Bulletin of Entomological Research*, 97 (4): 407–413.
- Chu D, Gao CS, De Barro PJ, 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. *Bulletin of Entomological Research*, 101(4): 477–486.
- Chu D, Zhang YJ, Cong B, Xu BY, Wu QJ, 2005. Identification for Yunnan Q- biotype *Bemisia tabaci* population. *Chinese Bulletin of Entomology*, 42(1): 54–56. [褚栋, 张友军, 丛斌, 徐宝云, 吴青君, 2005. 云南 Q 型烟粉虱种群的鉴定. *昆虫知识*, 42(1): 54–56.]
- Collier TR, Hunter MS, 2001. Lethal interference competition in the whitefly parasitoids *Eretmocerus eremicus* and *Encarsia sophia*. *Oecologia*, 129 (1): 147–154.
- Cottage ELA, Gunning RV, 2002. Insect growth regulators inhibit acetylcholinesterase activity in B-biotype *Bemisia tabaci*. *Bcpc Conference - Pests & Disease*, (1 /2): 741–744.
- Czosnek H, Ghanim M, 20102. Back to Basics: Are Begomoviruses Whitefly Pathogens? *Journal of Integrative Agriculture*, 11(2): 225–234.
- Czosnek H, Ghanim M, Ghanim M, 2002. The circulative pathway of begomoviruses in the whitefly vector *Bemisia tabaci* - insights from studies with Tomato yellow leaf curl virus. *Annals of Applied Biology*, 140(3): 215–231.
- Dalton R, 2006. Whitefly infestations: The Christmas invasion. *Nature*, 443 (7114): 898–900.
- De Barro PJ, Liu SS, Boykin LM, Dinsdale AB, 2011. *Bemisia tabaci*: a statement of species status. *Annual Review of Entomology*, 56: 1–19.
- Dinsdale A, Cook L, Riginos C, Buckley YM, De Barro P, 2010. Refined global analysis of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodoidea: Aleyrodidae) mitochondrial cytochrome oxidase 1 to identify species level genetic boundaries. *Annals of the Entomological Society of America*, 103 (2): 196–208.
- Fang YW, Liu LY, Zhang HL, Jiang DF, Chu D, 2014. Competitive ability and fitness differences between two introduced populations of the invasive whitefly *Bemisia tabaci* Q in China. *PLoS ONE*, 9(6): e100423.
- Firdaus S, Vosman B, Hidayati N, Supena EDJ, Visser RGF, Heusden AW, 2013. The *Bemisia tabaci* species complex: Additions from different parts of the world. *Insect Science*, 20(6): 723–733.
- Gerling D, Alomar O, Arno J, 2001. Biological control of *Bemisia tabaci* using predators and parasitoids. *Crop Protection*, 20(9): 779–799.
- Ghanim M, 2014. A review of the mechanisms and components that determine the transmission efficiency of tomato yellow leaf curl virus (Geminiviridae, Begomovirus) by its whitefly vector. *Virus Research*, (186): 47–54.
- Ghanim M, Rosell RC, Campbell LR, Czosnek H, Brown JK, Ullman DE, 2001. Digestive, salivary, and reproductive organs of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) B type. *Journal of Morphology*, 248(1): 22–40.
- Gnankine O, Mouton L, Henri H, Terraz G, Houndete T, Martin T, Vavre F, Fleury F, 2013. Distribution of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) biotypes and their associated

- symbiotic bacteria on host plants in West Africa. *Insect Conservation and Diversity*, 6 (3): 411–421.
- Gottlieb YE, Zchori-Fein N, Mozes-Daube N, Kontsedalov S, Skajiac M, Brumin M, Sobol I, Czosnek H, Vavre F, Fleury F, Ghanim M, 2010. The transmission efficiency of tomato yellow leaf curl virus by the whitefly *Bemisia tabaci* is correlated with the presence of a specific symbiotic bacterium species. *Journal of Virology*, 84(18): 9310–9317.
- Gotz M, Popovski S, Kollenberg M, Gorovits R, Brown JK, Cicero J, Czosnek H, Winter S, Ghanim M, 2012. Implication of *Bemisia tabaci* heatshock protein 70 in begomovirus–whitefly interactions. *Journal of Virology*, 86 (24): 13241–13252.
- Guo LT, Xie W, Wang SL, Wu QJ, Li RM, Yang NN, Yang X, Pan HP, Zhang YJ, 2014. Detoxification enzymes of *Bemisia tabaci* B and Q: biochemical characteristics and gene expression profiles. *Pest Management Science*, 70 (10): 1588–1594.
- He S, Wu XY, Zheng JZ, Han ZQ, Zhao CX, Wang YY, Chen H, Chen C, Han J, 2013. A Study of control effect of *Bemisia tabaci* (Gennadius) on greenhouse tomatoes using parasitoid *Encarsia formosa* Gahan. *Journal of Anhui Agri. Sci.*, 41(14): 6244–6245, 6248. [何笙, 吴晓云, 郑金竹, 韩振芹, 赵晨霞, 王月英, 陈卉, 陈晨, 韩杰, 2013. 丽蚜小蜂防治设施番茄烟粉虱效果研究. 安徽农业科学, 41(14): 6244–6245, 6248.]
- Horowitz AR, Ishaaya I, 2014. Dynamics of biotypes B and Q of the whitefly *Bemisia tabaci* and its impact on insecticide resistance. *Pest Management Science*, 70(10): 1568–1572.
- Horowitz AR, Kontsedalov S, Ishaaya I, 2004. Dynamics of resistance to the neonicotinoids acetamiprid and thiamethoxam in *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of Economic Entomology*, 97(6): 2051–2056.
- Horowitz AR, Kontsedalov S, Khasdan V, Ishaaya I, 2005. Biotypes B and Q of *Bemisia tabaci* and their relevance to neonicotinoid and pyriproxyfen resistance. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 58(4): 216–225.
- Hsieh CH, Ko CC, Chung CH, Wang HY, 2014. Multi locus approach to clarify species status and the divergence history of the *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) species complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 76: 172–180.
- Hsieh CH, Wang HY, Chen YF, Ko CC, 2012. Loop-mediated isothermal amplification for rapid identification of biotypes B and Q of the globally invasive pest *Bemisia tabaci*, and studying population dynamics. *Pest Management Science*, 68(8): 1206–1213.
- Hu J, De Barro PJ, Zhao H, Wang J, Nardi F, Liu SS, 2011. An extensive field survey combined with a phylogenetic analysis reveals rapid and widespread invasion of two alien whiteflies in China. *PLoS ONE*, 6(1): e16061.
- Huang Z, Ren SS, Wu JH, 2007. Population control of *Paecilomyces fumosoroseus* (Deuteromycotina: Hyphomycetes) on *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) in Greenhouse. *Journal of South China Agricultural University*, 28(2): 24–28. [黄振, 任顺祥, 吴建辉, 2007. 玫烟色拟青霉对烟粉虱种群的控制作用. 华南农业大学学报, 28(2): 24–28.]
- IUCN, 2004. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN) [Online] Available: <http://www.issg.org>.
- Kady HE, Devine GJ, 2003. Insecticide resistance in Egyptian populations of the cotton whitefly, *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Pest Management Science*, 59(8): 865–871.
- Karunker I, Benting J, Lueke B, Ponge T, Nauen R, Roditakis E, Vontas J, Gorman K, Denholm I, Morin S, 2008. Over-expression of cytochrome P450 CYP6CM1 is associated with high resistance to imidacloprid in the B and Q biotypes of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 38(6): 634–644.
- Karut K, Tok B, 2014. Secondary endosymbionts of Turkish *Bemisia tabaci* (Gennadius) populations. *Phytoparasitica*, 42(3): 413–419.
- Lapidotand M, Polston JE, 2010. Biology and epidemiology of *Bbemisia*-vectored viruses. // Stansly PA, Naranjo SE (eds.). *Bemisia: Bionomics and Management of a Global Pest*. New York: Springer. 233–339.
- Leshkowitz D, Gazit S, Reuveni E, Ghanim M, Czosnek H, McKenzie C, Shatters RL Jr, Brown JK, 2006. Whitefly (*Bemisia tabaci*) genome project: analysis of sequenced clones from egg, instar, and adult (viruliferous and non-viruliferous) cDNA libraries. *BMC Genomics*, 7(79):1–19.
- Leshkowitz D, Gazit S, Reuveni E, Ghanim M, Czosnek H, McKenzie C, Shatters RL Jr, Brown JK, 2006. Whitefly (*Bemisia tabaci*) genome project: analysis of sequenced clones from egg, instar, and adult (viruliferous and non-viruliferous) cDNA libraries. *Bmc Genomics*, (7):79.
- Li M, Hu JA, Xu FC, Liu SS, 2010. Transmission of tomato yellow leaf curl virus by two invasive biotypes and a Chinese indigenous biotype of the whitefly *Bemisia tabaci*. *International Journal of Pest Management*, 56 (3): 275–280.
- Li SJ, 2014. Host plant mediated horizontal transmission of the secondary endosymbionts of *Bemisia tabaci*. Doctoral dissertation. Guangzhou: South China Agricultural University. [李绍建, 2014. 寄主植物介导的烟粉虱次生共生菌水平传播极其功能. 博士学位论文. 广州: 华南农业大学.]
- Li SJ, Xue X, Ahmed MZ, Ren SX, Du YZ, Wu JH, Cuthbertson AGS, Qiu BL, 2011. Host plants and natural enemies of *Bemisia*

- tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in China. *Insect Science*, 18 (1): 101–120.
- Liu TX, 2007. Life history of *Eretmocerus melanoscutus* (Hymenoptera: Aphelinidae) parasitizing nymphs of *Bemisia tabaci* biotype B (Homoptera: Aleyrodidae). *Biological Control*, 42(1): 77–85.
- Liu YQ, Liu SS, 2012. Species status of *Bemisia tabaci* complex and their distributions in China. *Journal of Biosafety*, 21(4): 247–255. [刘银泉, 刘树生, 2012. 烟粉虱的分类地位及在中国的分布. *生物安全学报*, 21(4): 247–255.]
- Luo C, Yao Y, Wang RJ, Yan FM, Hu DX, Zhang ZL, 2002. The use of mitochondrial cytochrome oxidase I (mt CO I) gene sequences for the identification of biotypes of *Bemisia tabaci* (Gennadius) in China. *Acta Entomologica Sinica*, 45(6): 759–763. [罗晨, 姚员, 王戎疆, 闫凤鸣, 胡敦孝, 张芝利, 2002. 利用 mtDNA CO I 基因序列鉴定我国烟粉虱的生物型. *昆虫学报*, 45(6): 759–763.]
- Marubayashi JM, Yuki VA, Rocha KCG, Mituti T, Pelegrinotti FM, Ferreira FZ, Moura MF, Navas-Castillo J, Moriones E, Pavan MA, Krause-Sakate R, 2012. At least two indigenous species of the *Bemisia tabaci* complex are present in Brazil. *Journal of Applied Entomology*, 137(1–2): 113–121.
- Mascarin GM, Kobori NN, Quintela ED, Arthurs SP, Delalibera I, 2014. Toxicity of non-ionic surfactants and interactions with fungal entomopathogens toward *Bemisia tabaci* biotype B. *Biocontrol*, 59(1): 111–123.
- Naranjo SE, 2007. Intraguild predation on *Eretmocerus* sp. nr. *emiratus*, a parasitoid of *Bemisia tabaci*, by three generalist predators with implications for estimating the level and impact of parasitism. *Biocontrol Science and Technology*, 17(6): 605–622.
- Nauen R, Stumpf N, Elbert A, 2002. Toxicological and mechanistic studies on neonicotinoid cross resistance in Q-type *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Pest Management Science*, 58(9): 868–875.
- Oliveira MRV, Henneberry TJ, Anderson P, 2001. History, current status, and collaborative research projects for *Bemisia tabaci*. *Crop Protection*, 20 (9): 709–723.
- Pan H, Chu D, Ge D, Wang S, Wu Q, Xie W, Jiao X, Liu B, Yang X, Yang N, Su Q, Xu B, Zhang Y, 2011. Further spread of and domination by *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) biotype q on field crops in China. *Journal of Economic Entomology*, 104(3): 978–985.
- 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.
- Pang JA, 2005. Application and development of statistics of scientific and technical papers and discussion on related problems. *Chinese Journal of Scientific and Technical Periodical*, 16(6): 798–801. [庞景安, 2005. 科技论文统计的应用发展及相关问题讨论. *中国科技期刊研究*, 16(6): 798–801.]
- Parrella G, Scassillo L, Giorgini M, 2012. Evidence for a new genetic variant in the *Bemisia tabaci* species complex and the prevalence of the biotype Q in southern Italy. *Journal of Pest Science*, 85(2): 227–238.
- Perring TM, 2001. The *Bemisia tabaci* species complex. *Crop Protection*, 20(9): 725–737.
- Prabhaker N, Coudriet DL, Toscano NC, 1988. Effect of synergists on organophosphate and permethrin resistance in sweetpotato whitefly (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of Economic Entomology*, 81(1): 34–39.
- Qiu BL, Ren SX, Wen SY, Mandour NS, 2003. Biotype identification of the populations of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) in China using RAPD-PCR. *Acta Entomologica Sinica*, 46 (5): 605–608.
- Rao Q, Xu YH, Luo C, Zhang HY, Jones CM, Devine GJ, Gorman K, Denholm I, 2012. Characterisation of Neonicotinoid and Pymetrozine Resistance in Strains of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) from China. *Journal of Integrative Agriculture*, 11 (2): 321–326.
- Ren SX, Qiu BL, Ge F, Zhang YJ, Du YZ, Chen XX, Guo JY, Peng ZQ, Yao SL, Hu YH, Wang LQ, Zhang WQ, 2011. Research progress of the monitoring, forecast and sustainable management of whitefly pests in China. *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. 粉虱类害虫的监测预警与可持续治理技术透视. *应用昆虫学报*, 48(1): 7–15.]
- Ren SX, Wang ZZ, Qiu BL, Xiao Y, 2001. The pest status of *Bemisia tabaci* in China and non-chemical control strategies. *Insect Science*, 8(3): 279–288.
- Roditakis E, Roditakis NE, Tsagkarakou A, 2005. Insecticide resistance in *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) populations from Crete. *Pest Management Science*, 61(6): 577–582.
- 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. *Microbial Ecology*, 68 (3): 472–482.
- Shen Y, Du YZ, Jin GH, Qiu BL, Zheng FS, Ren SX, 2010. Phylogenetic analysis of *Bemisia tabaci* non-B biotypes in partial

- areas in China based on 16S rDNA gene. *Acta Entomologica Sinica*, 53(1): 82–90. [沈媛, 杜予州, 金桂华, 邱宝利, 郑福山, 任顺祥, 2010. 基于 16S rDNA 基因的中国部分地区非 B 型烟粉虱系统发育关系分析. 昆虫学报, 53(1): 82–90.]
- Sheng FJ, 2013. Studies on alternative prey and preliminary exploration and application of *Amblyseius orientalis* (Acari: Phytoseiidae) controlling on *Bemisia tabaci*. Master degree dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [盛福敬, 2013. 东方钝绥螨替代猎物的研究及防治烟粉虱的初步探索与应用. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Shi XB, Pan HP, Zhang HY, Jiao XG, Xie W, Wu QJ, Wang, SL, Fang Y, Chen G, Zhou XG, Zhang YJ, 2014. *Bemisia tabaci* Q carrying tomato yellow leaf curl virus strongly suppresses host plant defenses. *Sci Rep-Uk*, 4: 5230.
- Tay WT, Evans GA, Boykin LM, De Barro PJ, 2013. Demonstrating the value of the voucher specimens to help resolve modern whitefly taxonomy. Proc 1st International Whitefly Symposium, Kolymbari, Crete, Greece, 71.
- Tay WT, Evans GA, Boykin LM, De Barro PJ, 2012. Will the real *Bemisia tabaci* please stand up? *PLoS ONE*, 7(11): e50550.
- Thao ML, Baumann P, 2004. Evolutionary relationships of primary prokaryotic endosymbionts of whiteflies and their hosts. *Applied and Environmental Microbiology*, 70 (6): 3401–3406.
- Wan FH, Zhang GF, Liu SS, Luo C, Chu D, Zhang YJ, Zhang LS, Jiu M, Lü ZC, Cui XH, Zhang LP, Zhang F, Zhang QW, Liu WX, Liang F, Lei ZR, Zhang YJ, 2009. Invasive mechanism and management strategy of *Bemisia tabaci* (Gennadius) biotype B: Progress report of 973 Program on invasive alien species in China. *Science in China (Series C Life Sciences)*, 39(02): 141–148. [万方浩, 张桂芬, 刘树生, 罗晨, 褚栋, 张友军, 臧连生, 纠敏, 吕志创, 崔旭红, 张丽萍, 张帆, 张青文, 刘万学, 梁沛, 雷仲仁, 张永军, 2009. B 型烟粉虱的入侵机理与控制基础——国家重点基础研究发展计划“农林危险生物入侵机理与控制基础研究”进展, 中国科学(C 辑: 生命科学), 39(02): 141–148.]
- Wang JH, Zhang F, Li YX, 2011. Diversity of species and reproductive mode of *Bemisia tabaci* parasitoids. *Chinese Journal of Biological Control*, 27(1):115–123. [王继红, 张帆, 李元喜, 2011. 烟粉虱寄生蜂种类及繁殖方式多样性. 中国生物防治学报, 27(1): 115–123.]
- Wang LH, Wu YD, 2004. A mutation in sodium channel gene associated with pyrethroid resistance in *Bemisia tabaci* (Gennadius) and its detection. *Acta Entomologica Sinica*, 47(4): 449–453. [王利华, 吴益东, 2004. 与拟除虫菊酯抗性相关的烟粉虱钠通道基因突变及其检测. 昆虫学报, 47(4): 449–453.]
- Werren JH, 1997. Biology of *wolbachia*. *Annual Review of Entomology*, (42): 587–609.
- Wu XX, Li ZX, Hu DX, Shen ZR, 2003. Identification of Chinese populations of *Bemisia tabaci* (Gennadius) by analyzing ribosomal ITS1 sequence. *Progress in Natural Science*, 13(4): 276–281.
- Xiao Y, Ren SX, Qiu BL, 2001. Current status in the study on the control of *Bemisia tabaci* (Gennadius) with entomopathogenic fungi. *Natural Enemies of Insects*, 23(1): 30–34. [肖燕, 任顺祥, 邱宝利, 2001. 应用虫生真菌防治烟粉虱的现状. 昆虫天敌, 23(1): 30–34.]
- Xu J, De Barro PJ, Liu SS, 2010. Reproductive incompatibility among genetic groups of *Bemisia tabaci* supports the proposition that the whitefly is a cryptic species complex. *Bulletin of Entomological Research*, 100(3): 359–366.
- Xu LL, Cai L, Shen WJ, Du YZ, 2014. Biotypes and phylogenetic analysis of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25(4): 1137–1144. [许丽丽, 蔡力, 沈伟江, 杜予州, 2014. 中国部分地区烟粉虱生物型种类及系统发育关系分析. 应用生态学报, 25(4): 1137–1144.]
- Yang N, Xie W, Yang X, Wang SL, Wu QJ, Li RM, Pan HP, Liu BM, Shi XB, Fang Y, Xu BY, Zhou XG, Zhang YJ, 2013. Transcriptomic and proteomic responses of sweetpotato whitefly, *Bemisia tabaci*, to thiamethoxam. *PLoS ONE*, 8(5): e61820.
- Yuan LZ, Wang SL, Zhou JC, Du YZ, Zhang YJ, Wang JJ, 2012. Status of insecticide resistance and associated mutations in Q-biotype of whitefly, *Bemisia tabaci*, from eastern China. *Crop Protection*, 31(1): 67–71.
- Zeidan M, Czoszenek H, 1991. Acquisition of tomato yellow leaf curl virus by the the whitefly *Bemisia tabaci*. *Journal of General Virology*, 72(11):2607–2614.
- Zhang GF, Wu X, Zhou ZX, Meng XQ, Wan FH, 2014. A one-step, single tube, duplex PCR to detect predation by native predators on invasive *Bemisia tabaci* MEAM1 and *Frankliniella occidentalis*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 150 (1): 66–73.
- Zhou Y, 1949. List of insects in China. *Chin. J. Entomol.*, 3(4): 1–18. [周尧, 1949. 中国粉虱名录. 中国昆虫学杂志, 3(4): 1–18.]
- Zou CH, Li L, Dong TY, Zhang BW, Hu QB, 2014. Joint action of the entomopathogenic fungus *Isaria fumosorosea* and four chemical insecticides against the whitefly *Bemisia tabaci*. *Biocontrol. Sci. Techn.*, 24(3): 315–324.