

不同寄主植物上烟粉虱次生共生菌感染与性比相关性*

瞿钰峰^{1**} 李永腾^{1,2} 刘向东² 方继朝¹ 郭慧芳^{1***}

(1. 江苏省农业科学院植物保护研究所, 南京 210014; 2. 南京农业大学植物保护学院昆虫学系, 南京 210095)

摘要 【目的】烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 体内次生共生菌感染受寄主植物的影响, 一些共生菌会引起害虫的雌性化, 明确田间不同寄主植物上害虫种群中共生菌与性比的相关性, 可有利于进一步了解烟粉虱田间种群暴发机制。【方法】采集田间不同寄主植物上烟粉虱成虫, 观察其性比, 并对其中次生共生菌进行分子检测, 分析共生菌携带率与性比相关性。【结果】江苏南京地区棉花、番茄、黄瓜和红薯 4 种寄主植物上烟粉虱次生共生菌 *Hamiltonella* 和 *Rickettsia* 感染均存在显著差异, 其中 *Hamiltonella* 为优势共生菌, 感染率依次为: 棉花>黄瓜>番茄>红薯。寄主植物间 *Wolbachia* 和 *Cardinium* 的感染率均无显著差异。各寄主植物上烟粉虱雌性比均高于 60%, 其中黄瓜上高达 75.6%, 但不同寄主植物间无显著差异。进一步分析表明, *Hamiltonella* 和 *Rickettsia* 感染率均与烟粉虱雌性比呈显著的二次多项式相关性。当 *Hamiltonella* 和 *Rickettsia* 感染率分别低于 69% 和 5% 时, 随着感染率提高, 烟粉虱雌性比上升, 当感染率高于上述值时, 则随着感染率增加, 雌性比下降。【结论】棉花、番茄、黄瓜和红薯 4 种寄主植物上烟粉虱均表现出雌性化, 但不同寄主植物间性比无差异, 烟粉虱体内次生共生菌与性比存在相关性。

关键词 烟粉虱, 寄主植物, 雌性比, *Hamiltonella*, *Rickettsia*

Relationships between infection with facultative symbionts and sex ratio of *Bemisia tabaci* on different host plants

QU Yu-Feng^{1**} LI Yong-Teng^{1,2} LIU Xiang-Dong² FANG Ji-Chao¹ GUO Hui-Fang^{1***}

(1. Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China;

2. Department of Entomology, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract 【Objectives】Infection of the whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius) by facultative symbionts varies with host plant and some facultative symbionts can cause feminization of the host. Studies of the relationship between facultative symbiont infection and sex ratio in field populations of *B. tabaci* will be helpful to understand the breakout mechanism of this insect pest. 【Methods】*B. tabaci* adults were collected from field populations from four species of host plants in Nanjing, China, and their sex ratios and frequency of symbiont infection determined. 【Results】*Hamiltonella defensa* and *Rickettsia* infection in *B. tabaci* varied with host plant, including cotton, tomato, cucumber and sweet potato. *Hamiltonella* was the most common symbiont on all host plants, and frequency of infection of this symbiont was highest on cotton, followed, in descending order, by cucumber, tomato, and sweet potato. The frequency of *Wolbachia* and *Cardinium* infection was not affected by host plant. Females comprised > 60% of all four *B. tabaci* populations and there was no significant difference in the proportion of females among different host plants. Regression analysis indicates that both *Hamiltonella* and *Rickettsia*

* 资助项目 Supported projects: 江苏省支撑计划 (BE2010342); 江苏省农业科技自主创新资金项目 (cx (12) 3059)

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

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: guohf@jaas.ac.cn

收稿日期 Received: 2014-02-11, 接受日期 Accepted: 2014-08-26

infection are related to a female biased sex ratio, and quadratic polynomial regression models established an association between infection frequency and female ratio. When the infection rates of *Hamiltonella* and *Rickettsia* were lower than 69% and 5%, respectively, the proportion of females increased with infection rate. However, when symbiont infection rates were higher than those above, female ratios decreased with infection rates. **[Conclusion]** *B. tabaci* populations on cotton, tomato, cucumber and sweet potato are all female-biased, and sex ratios are not significantly different among different host plants. The infection frequencies of facultative symbionts is related to the population sex ratio.

Key words *Bemisia tabaci*, host plant, female ratio, *Hamiltonella*, *Rickettsia*

昆虫体内普遍存在次生共生菌, 其虽不是昆虫生长发育所必需的, 但对宿主具有重要的进化和生态学意义, 可提高宿主的适应性、抗天敌能力、抗药性等 (褚栋等, 2006; Brownlie and Johnson, 2009; Oliver and Degnan, 2010; Jiggins and Hurst, 2011)。次生共生菌多样性丰富, 不仅不同种昆虫间存在差异, 同种昆虫体内共生菌也会因地理种群、寄主植物、生物型、性别等不同而异 (Chiel *et al.*, 2007; Pan *et al.*, 2012a, 2012b; Guo *et al.*, 2014)。

烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 是一种世界性害虫, 其除了直接刺吸为害作物外, 还传播植物病毒病, 造成更大为害 (Jones, 2003; Boykin *et al.*, 2007)。近年来, 对烟粉虱分类地位的研究进入了一个新阶段, Dinsdale 等 (2010) 推断烟粉虱是一个物种复合体, 包括至少 24 个隐种; Xu 等 (2010) 和 De Barro 等 (2011) 通过杂交试验证明了 11 个隐种间的生殖隔离, 随后又有更多的隐种报道 (Liu *et al.*, 2012)。同蚜虫等刺吸式害虫一样, 除原生共生菌外, 烟粉虱体内也存在次生共生菌, 已发现的次生共生菌有 7 种, 分别为 *Arsenophonus*、*Hamiltonella*、*Wolbachia*、*Cardinium*、*Fritschea*、*Rickettsia* 和 *Orientia* 类似菌 (Zchori-Fein and Brown, 2002; Thao *et al.*, 2003; Weeks *et al.*, 2003; Zchori-Fein and Perlman, 2004; Everett *et al.*, 2005; Gottlieb *et al.*, 2006; Bing *et al.*, 2013)。这些共生菌在烟粉虱体内的存在受多种因素影响, 其中寄主植物是重要一方面。已发现在以色列烟粉虱田间种群及室内不同寄主植物上建立的种群中, 次生共生菌种类及感染率均与寄主植物相关, 鼠尾草上烟粉虱体内 *Rickettsia* 和

Arsenophonus 的感染率显著高于棉花、黄瓜、番茄等上的感染率 (Chiel *et al.*, 2007); 在中国同样也发现了烟粉虱体内共生菌因寄主植物不同而异 (Pan *et al.*, 2012a)。

次生共生菌影响昆虫的性比, 已报道 *Rickettsia* 提高了烟粉虱的适合度并引起了烟粉虱的雌性化 (Himler *et al.*, 2011), 但还没有烟粉虱田间种群雌性化的报道, 田间种群中性比与共生菌感染的相关性也不清楚。本文在研究江苏南京地区不同寄主植物上烟粉虱次生共生菌感染及性比状况的基础上, 分析两者的相关性, 以进一步揭示烟粉虱的田间暴发机制。

1 材料与方法

1.1 虫源采集

烟粉虱于 2011 年 8 月至 9 月分别采集于江苏南京江苏省农业科学院内红薯、番茄、棉花、黄瓜等不同植物上。每种植物上各采集 6 个点, 按平行跳跃式取样。共生菌检测时, 每个点采集烟粉虱成虫 30 头以上, 放置于 -20℃ 冰箱内, 用于共生菌检测。性比调查时, 每点平均采集 15~40 头, 即时用于雌雄的观察。

1.2 酶和试剂

引物由上海生工生物工程公司合成, 蛋白酶 K (Sigma), Ex Taq 酶 (TaKaRa), PCR 产物纯化试剂盒 TIANGel Midi Purification Kit (Tiangen), IPTG、X-Gal 和 Ampicillin (上海生工), 常用化学试剂为国产分析纯。

1.3 烟粉虱隐种和次生共生菌检测

DNA 提取: 在 1.5 mL 离心管中加入 20 μ L

DNA 碱裂解液 (50 mmol/L Tris-HCl (pH 8.0), 20 mmol/L NaCl, 1 mmol/L EDTA, 1% SDS), 用灭菌牙签充分研磨烟粉虱单头成虫。加 1 μ L 蛋白酶 K (20 mg/mL), 离心 30 s, 60℃水浴 1 h, 追加 1 μ L 蛋白酶 K, 离心 30 s, 继续水浴 2 h, 加 178 μ L 双蒸水, 100℃水浴 5 min, 灭活蛋白酶 K。取 100 μ L 提取液于另一离心管中, 加 2 倍体积的预冷无水乙醇, 充分混匀, 4℃冰箱沉淀过夜。第 2 天从冰箱中取出离心管, 13 000 r/min, 4℃离心 10 min, 倒出乙醇, 吹干, 加 20 μ L 双蒸水溶解 DNA, -20℃保存。

隐种鉴定 应用 RAPD 方法进行 B 型和非 B 型烟粉虱的检测, 电泳检测后在 300~600 bp 之间有 3 条特异性条带, 则为 B 型, 否则可能为非 B 型。将检测出的非 B 型烟粉虱扩增 mtDNA-CO I 基因片段序列来进一步鉴定其属于何隐种。RAPD 分子标记的特异性引物为 16H (5'-TCTCAGCTGG-3')。PCR 扩增反应体系, PCR 的反应体系为 25 μ L, 包含 2 mmol/L Mg^{2+} , 200 mmol/L dNTP, 1 $\times$ PCR 缓冲液, 0.5 U DNA Taq 酶, 0.4 μ mol/L 引物。PCR 的反应程序: 94℃

预变性 5 min 后, 进行 39 个如下循环: 94℃变性 1.5 min; 40℃退火 1.5 min; 72℃延伸 3 min。循环结束后 72℃延伸 10 min。

mtDNA-CO I 基因序列分子标记特异性引物为上游引物 C1-J-2195 (5'-TTGATTTTTTGGT CATCCAGAAGT-3') 和下游引物 L2-N-3014 (5'-TCCAATGCACTAATCTGCCATATTA-3')。PCR 的反应体系为 25 μ L, 包含 2 mmol/L Mg^{2+} , 200 mmol/L dNTP, 1 $\times$ PCR 缓冲液, 0.5 U DNA Taq 酶, 0.4 μ mol/L 引物。PCR 反应程序为: 95℃预变性 5 min, 94℃变性 1 min, 50℃退火 1.5 min, 72℃延伸 1 min, 35 个循环; 循环结束后 72℃延伸 5 min。扩增产物纯化、连接与转化后, 进一步进行测序比对, 确认隐种。每种寄主植物上随机选择 15~20 头进行隐种鉴定。共生菌检测: 扩增各共生菌的引物见表 1, 反应体系和反应程序参考表 1 中的相关文献。扩增产物纯化、连接与转化后, 进一步进行测序, 以确认共生菌种类。

每种寄主植物上各检测 120~150 头烟粉虱成虫, 单头提取烟粉虱 DNA, 并分别进行各共

表 1 检测次生共生菌所用引物
Table 1 Nucleotide sequence of primers for detecting facultative symbionts

共生菌种类 Symbiont	扩增基因 Target gene	引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequence (5'-3')	产物大小 Product size (bp)	参考文献 References
<i>Hamiltonella</i>	16S rDNA	92F 1343R	TGAGTAAAGTCTGGGAATCTGG CCCGGGAACGTATTACCGTAG	1 250	Zchori-Fein and Brown, 2002
<i>Cardinium</i>	16S rDNA	Ch-F Ch-R	TACTGTAAGAATAAGCACCGGC GTGGATCACTTAACGCTTTTCG	400	Weeks <i>et al.</i> , 2003
<i>Rickettsia</i>	16S rDNA	Rb-F Rb-R	GCTCAGAACGAACGCTATC GAAGGAAAGCATCTCTGC	900	Gottlieb <i>et al.</i> , 2006
<i>Wolbachia</i>	16S rDNA	81F 691R	TGGTCCAATAAGTGATGAAGAAAC AAAAATTAAACGCTACTCCA	600	Heddi <i>et al.</i> , 1999
<i>Arsenophonus</i>	23S rDNA	Ars23-1 Ars23-2	CGTTTGATGAATTCATAGTCAAA GGTCCTCCAGTTAGTGTTACCCAAC	600	Thao and Baumann, 2004
<i>Fritschea</i>	23S rDNA	U23F 23S1GR	GATGCCTTGGCATTGATAGGCGATGAAGGA TGGCTCATCATGCAAAAGGCA	600	Everett <i>et al.</i> , 2005

生菌检测,统计各植物上每种共生菌感染头数,计算感染率。

1.4 数据统计分析

用统计分析软件 SPSS11.0 对不同寄主植物上烟粉虱共生菌感染率差异以及性比差异进行卡方分析检验,用 Excel 2003 版软件进行雌性比和共生菌感染率相关性分析。

2 结果与分析

2.1 不同寄主植物上烟粉虱次生共生菌感染

烟粉虱隐种鉴定结果表明,南京地区各寄主植物上烟粉虱均为 Q 型烟粉虱。

对江苏南京棉花、番茄、黄瓜和红薯上烟粉虱体内次生共生菌进行了扩增和克隆测序,发现同一地区 4 种寄主植物上烟粉虱次生共生菌种类存在差异。在已知的 6 种烟粉虱次生共生菌中,江苏南京地区黄瓜上烟粉虱体内有 *Cardinium*、*Rickettsia*、*Wolbachia* 和 *Hamiltonella* 这 4 种次生共生菌,番茄和红薯上烟粉虱体内则均有 *Cardinium*、*Rickettsia* 和 *Hamiltonella* 这 3 种共生菌,而棉花上烟粉虱则

仅含 *Cardinium* 和 *Hamiltonella* 2 种共生菌。

比较了南京地区棉花、红薯、番茄和黄瓜上烟粉虱次生共生菌感染率(图 1),发现不同寄主植物上烟粉虱次生共生菌感染率存在差异,且这种差异因次生共生菌种类不同而异。检测到的 4 种共生菌中,有 2 种存在寄主植物上的差异。*Hamiltonella* 作为本试验中的优势共生菌,其在 4 种寄主植物烟粉虱上的感染率存在差异,其中在棉花烟粉虱上感染率最高,为 92.4%,在黄瓜、番茄和红薯烟粉虱上的感染率分别为 75.1%、63.9%和 49.3% ($\chi^2=57.322$, $P<0.001$)。同样 *Rickettsia* 感染率也存在寄主植物上的差异,与 *Hamiltonella* 不同的是,番茄上烟粉虱 *Rickettsia* 感染率最高,为 8.8%,在黄瓜和红薯上的感染率分别为 2.5%和 1.1%,棉花上烟粉虱则未发现有 *Rickettsia* 的携带 ($\chi^2=20.576$, $P<0.001$)。*Wolbachia* 和 *Cardinium* 的感染率在 4 种寄主植物上均无显著差异, *Cardinium* 的感染率为 14%~22% ($\chi^2=4.1976$, $P=0.2409$), *Wolbachia* 仅在黄瓜上烟粉虱中检测到,且感染率很低,为 1.3% ($\chi^2=6.025$, $P=0.1104$)。

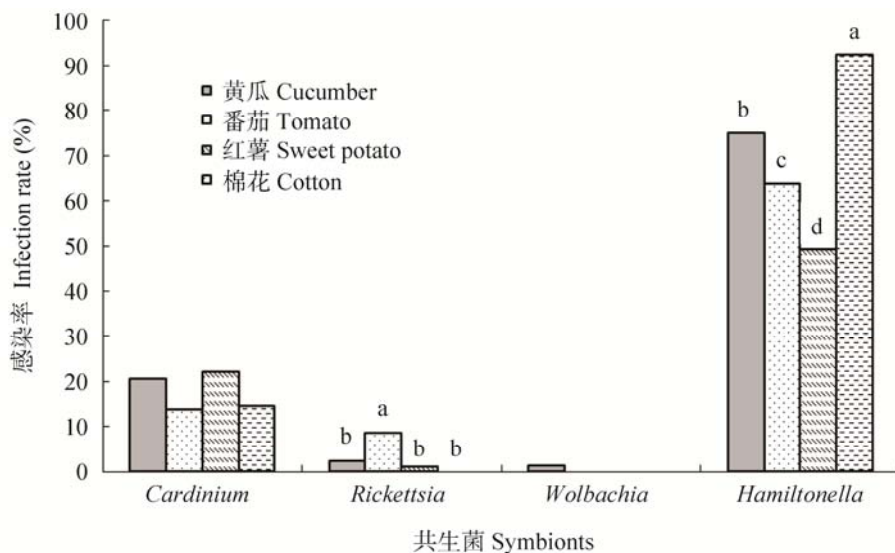


图 1 不同寄主植物上烟粉虱次生共生菌感染率

Fig. 1 Infection frequency of facultative symbionts in *Bemisia tabaci* on different host plants

柱上标有不同小写字母表示 5%水平上差异显著。

Histograms with different lowercase letters indicate significantly different at 5% level.

2.2 不同寄主植物上烟粉虱雌性比

调查了南京地区棉花、红薯、番茄和黄瓜 4 种不同寄主植物上烟粉虱成虫雌性比(图 2), 发现烟粉虱雌性比例均高于雄性, 其中黄瓜上最高, 雌性比达 75.6%, 番茄上次之, 为 72.3%, 红薯上为 66.2%, 棉花上则为 61.7%, 但 4 种寄主植物间的雌性比没有显著性差异 ($\chi^2=2.7947$, $P=0.4244$)。

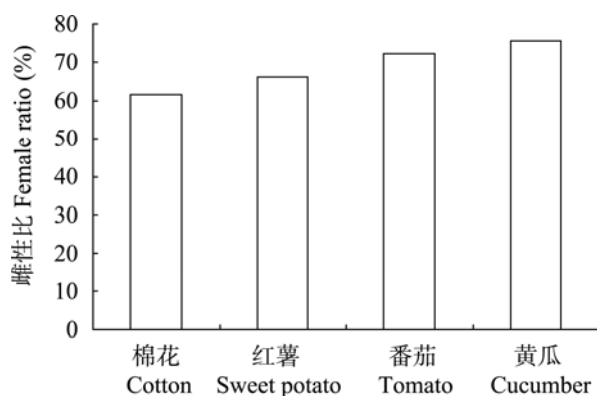


图 2 不同寄主植物上烟粉虱雌性比

Fig. 2 Female ratio of *Bemisia tabaci* on different host plants

2.3 不同寄主植物上烟粉虱次生共生菌感染率和性比相关性

进行了棉花、红薯、番茄和黄瓜上烟粉虱各种次生共生菌感染率与性比相关性分析(图 3), 发现烟粉虱体内次生共生菌感染率与烟粉虱性比有相关性, 但相关性受次生共生菌种类的影响。*Hamiltonella*和*Rickettsia*的感染率均与烟粉虱性比有显著相关性, 而*Cardinium*和*Wolbachia*的感染率与性比没有显著相关性。通过多项式回归法对性比和共生菌感染率进行了分析, 得到烟粉虱性比与*Hamiltonella*感染率的二次多项式回归曲线为: $y = -0.0232x^2 + 3.2026x - 35.876$ ($r = 0.9710^*$)。当*Hamiltonella*感染率为 69%时, 烟粉虱雌性比最高, 达 74.6%; 当*Hamiltonella*感染率低于 69%时, 随着感染率增加, 雌性比升高; 而当*Hamiltonella*感染率高于 69%时, 随着感染率增加, 雌性比则降低(图 3:A)。

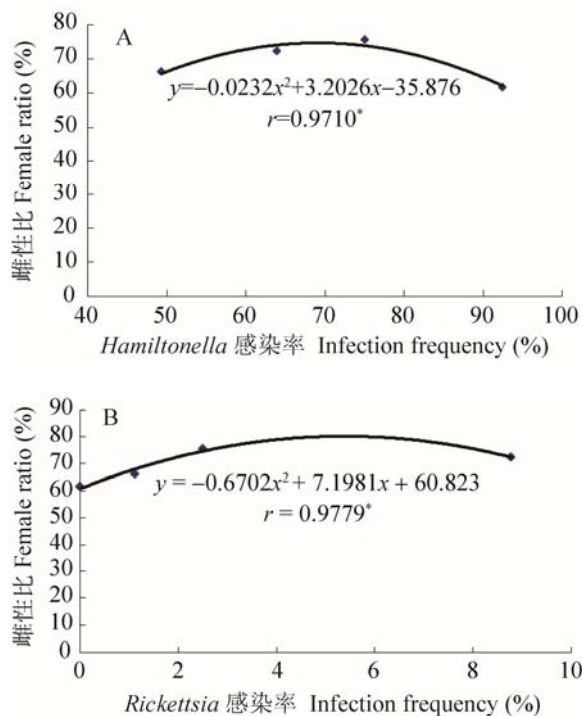


图 3 不同寄主植物上烟粉虱雌性比与次生共生菌感染率相关性

Fig. 3 Relationship between female ratio and infection frequency of facultative symbiont in *Bemisia tabaci* on different host plants

烟粉虱雌性比与*Rickettsia*感染率的相关性亦与其与*Hamiltonella*感染率相关性相似, 两者的二次多项式回归曲线为: $y = -0.6702x^2 + 7.1981x + 60.823$ ($r = 0.9779^*$)。当*Rickettsia*感染率为 5%时, 烟粉虱雌性比最高, 达 80%; 当*Rickettsia*感染率低于 5%时, 随着感染率增加, 雌性比升高; 而当*Rickettsia*感染率高于 5%时, 则随着感染率增加, 雌性比降低(图 3:B)。

3 讨论

烟粉虱寄主广泛, 寄主植物影响着其体内次生共生菌。室内建立的包括棉花、番茄、甘蓝、黄瓜、一品红 5 个烟粉虱不同寄主型上次生共生菌比较表明,*Rickettsia*和*Cardinium*单独感染以及几种复合感染在各寄主型间均表现出一定的差异(Pan *et al.*, 2012b)。也发现各地不同寄主植物上烟粉虱田间种群中存在次生共生菌差异(Pan *et al.*, 2012a)。本研究发

棉花、红薯、番茄和黄瓜等寄主植物上烟粉虱也存在次生共生菌感染的差异。4 种寄主植物上烟粉虱共生菌种类不同,其中黄瓜上烟粉虱体内有 4 种次生共生菌,番茄和红薯上有 3 种,而棉花上仅有 2 种共生菌。此外,同一地区不同寄主植物上烟粉虱还存在次生共生菌感染率的差异,棉花上 *Hamiltonella* 的感染率最高,显著高于其他 3 种作物上的感染率。Pan 等 (2012a) 对我国烟粉虱多个地理种群的研究结果表明,棉花上 B 型烟粉虱 *Hamiltonella* 感染率显著高于番茄上, Q 型烟粉虱也是棉花上显著高于黄瓜上,但总体感染率低于本研究感染率。本研究中共生菌 *Hamiltonella* 感染率比 Pan 等 (2012a) 高可能是因为本研究仅对一个地理种群进行分析,而 Pan 等则是对多个地理种群的综合分析。本研究还发现 *Rickettsia* 的感染率也存在寄主植物上的差异,此与 Pan 等 (2012a) 对我国烟粉虱多个地理种群的研究结果相似。所不同的是,本研究中 Q 型烟粉虱是在番茄上 *Rickettsia* 的感染率最高,但总体很低 (低于 10%), Pan 等 (2012a) 则发现 *Rickettsia* 感染率在寄主植物间是否存在差异与烟粉虱隐种相关, B 型烟粉虱中存在寄主植物上的差异,其中来源于棉花上的感染率最高,达 100%,其次是黄瓜,而在番茄上感染率只有 12.5%, Q 型烟粉虱中 *Rickettsia* 感染率均低,在不同寄主植物上无差异。

雌性化有利于害虫种群暴发。烟粉虱田间种群中雌性化程度如何,不同寄主植物上有无差异,尚未见前人有研究报道。本研究发现 Q 型烟粉虱在南京地区存在明显的雌性化,4 种寄主植物上烟粉虱的雌性比均超过 60%,黄瓜上雌性更是高达 75.6%,但寄主植物间无显著差异,表明害虫种群暴发风险大。

已有报道昆虫雌性比高与体内共生菌 *Wolbachia* 和 *Cardinium* 相关 (Weeks *et al.*, 2003; Narita *et al.*, 2007), *Rickettsia* 引起烟粉虱室内实验种群的雌性化 (Himer *et al.*, 2011), 烟粉虱田间种群中共生菌的感染率与性比的相关性还未有报道。本研究表明,南京地区烟粉虱田间种群中存在性比和体内共生菌的相关性,无论是

Rickettsia 还是 *Hamiltonella*, 其感染率均与烟粉虱呈显著的二次多项式相关性,即在一定感染率范围内,随共生菌感染率提高,烟粉虱雌性比也随之提高,但到达一定值后,则随共生菌感染率增加而雌性比降低。

本文仅研究了江苏南京地区烟粉虱在不同寄主植物上共生菌的差异及其与雌性比的相关性,在其他地方的田间种群中是否存在相似的情况,还有待于进一步的研究。另外,关于 *Rickettsia* 等共生菌如何引起雌性化? 也尚未有研究报道,需要进一步深入研究。

参考文献 (References)

- Bing XL, Yang J, Zchori-Fein E, Wang XW, Liu SS, 2013. Characterization of a newly discovered symbiont of the whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Applied and Environmental Microbiology*, 79(2): 569–575.
- Boykin LM, Shatters RG Jr, 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 COI DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44(3): 1306–1319.
- Brownlie JC, Johnson KN, 2009. Symbiont-mediated protection in insect hosts. *Trends in Microbiology*, 17(8): 348–354.
- 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, Liu GX, Tao YL, Zhang YJ, 2006. Diversity of endosymbionts in *Bemisia tabaci* (Gennadius) complex and their biological implications. *Acta Entomologica Sinica*, 49(4): 687–694. [褚栋, 刘国霞, 陶云荔, 张友军, 2006. 烟粉虱复合种内共生菌多样性及其生物学意义. 昆虫学报, 49(4): 687–694.]
- 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: Aleyrodidae: Aleyrodidae) mitochondrial cytochrome oxidase 1 to identify species level genetic boundaries. *Annals of the Entomological Society of America*, 103(2): 196–208.
- Everett KDE, Thao ML, Horn M, Dyszynski GE, Baumann P, 2005. Novel chlamydiae in whiteflies and scale insects: endosymbionts

- 'Candidatus *Fritschea bemisiae* train Falk and 'Candidatus *Fritschea eriococci*' strain Elm. *Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 55(4): 1581–1587.
- 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). *Applied and Environmental Microbiology*, 72(5): 3646–3652.
- Guo HF, Qu YF, Liu XD, Zhong WF, Fang JC, 2014. Female-biased symbiont and tomato yellow leaf curl virus infection in *Bemisia tabaci*. *PLoS ONE*, 9(1): e84538.
- Heddi A, Grenier AM, Khatchadourian C, Charles H, Nardon P, 1999. Four intracellular genomes direct weevil biology: Nuclear, mitochondrial, principal endosymbiont and *Wolbachia*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96(12): 6814–6819.
- 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.
- Jiggins FM, Hurst GDD, 2011. Rapid insect evolution by symbiont transfer. *Science*, 332(6026): 185–186.
- Jones DR, 2003. Plant viruses transmitted by whiteflies. *European Journal of Plant Pathology*, 109(3): 195–219.
- Liu SS, Colvin J, De Barro PJ, 2012. Species concepts as applied to the whitefly *Bemisia tabaci* systematics: how many species are there? *Journal of Integrative Agriculture*, 11(2): 176–186.
- Narita S, Nomura M, Kageyama D, 2007. A natural population of the butterfly *Eurema hecabe* with *Wolbachia*-induced female-biased sex ratio not by feminization. *Genome*, 50(4): 365–372.
- Oliver KM, Degnan PH, Burke GR, Moran NA, 2010. Facultative symbionts in aphids and the horizontal transfer of ecologically important traits. *Annual Review of Entomology*, 55: 247–266.
- Pan HP, Li XC, Ge DQ, Wang SL, Wu QJ, Xie W, Jiao XG, Chu D, Liu BM, Xu BY, Zhang YJ, 2012a. Factors affecting population dynamics of maternally transmitted endosymbionts in *Bemisia tabaci*. *PLoS ONE*, 7(2): e30760.
- Pan HP, Li XC, Zhang YJ, 2012b. Sex affects the infection frequencies of symbionts in *Bemisia tabaci*. *Communicative & Integrative Biology*, 5(4): 337–339.
- Thao ML, Baumann P, 2004. Evidence for multiple acquisition of *Arsenophonus* by whitefly species (Sternorrhyncha: Aleyrodidae). *Current Microbiology*, 48(2): 140–144.
- Thao ML, Baumann L, Hess JM, Falk BW, Ng JCK, Gullan PJ, Baumann P, 2003. Phylogenetic evidence for two new insect-associated Chlamydia of the family *Simkaniaceae*. *Current Microbiology*, 47(1): 46–50.
- Weeks AR, Velten R, Stouthamer R, 2003. Incidence of a new sex-ratio-distorting endosymbiotic bacterium among arthropods. *Proceedings of Biological Science*, 270(1526): 1857–1865.
- 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.
- Zchori-Fein E, Brown JK, 2002. Diversity of prokaryotes associated with *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 95(6): 711–718.
- Zchori-Fein E, Perlman J, 2004. Distribution of the bacterial symbiont *Cardinium* in arthropods. *Molecular Ecology*, 13(7): 2009–2016.