

次生共生菌 *Rickettsia* 对丽蚜小蜂 寄主选择潜能的影响*

刘媛^{1,2**} 栗颖¹ 彭晶² 陈心怡² 凡泽云^{1,2} 邱宝利^{1,2,3***}

(1. 广东省生物农药创制与应用重点实验室, 广州 510640; 2. 生物防治教育部工程研究中心, 广州 510640;
3. 华南农业大学昆虫学系, 广州 510640)

摘要 【目的】研究次生共生菌 *Rickettsia* 感染对烟粉虱 *Bemisia tabaci* 防御丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* 寄生能力的影响, 为探索新的害虫防治技术提供策略与思路。【方法】以 *Rickettsia* 阳性与阴性烟粉虱 (B 生物型) 为实验材料, 研究分析丽蚜小蜂在不同烟粉虱寄主上的寄生率、发育历期、羽化率、体型 (体长、体宽、头长、头宽) 及其寄主选择性。【结果】*Rickettsia* 阳性烟粉虱寄主对丽蚜小蜂的寄生率、发育历期有显著影响, 但对羽化率、体型无显著影响。丽蚜小蜂对 *Rickettsia* 阳性与阴性烟粉虱若虫的寄生率分别为 32.52% 和 41.50%, 丽蚜小蜂 F_1 代发育历期分别为 14.5 d 和 15.0 d, 羽化率分别为 79.02% 和 83.71%; 丽蚜小蜂寄生 *Rickettsia* 阳性烟粉虱若虫时, 其 F_1 代成虫的体长、体宽、头长、头宽比阴性烟粉虱寄主上羽化的虫体略大。在实验室烟粉虱寄主可选择的条件下, 丽蚜小蜂对 *Rickettsia* 阳性与阴性烟粉虱若虫的平均寄生率分别为 35.26% 和 50.22%, 两者差异显著; 而在田间笼罩条件下, 丽蚜小蜂对 *Rickettsia* 阳性与阴性烟粉虱若虫的平均寄生率分别为 35.03% 和 57.79%, 两者差异极显著。【结论】*Rickettsia* 可提高烟粉虱对丽蚜小蜂寄生的防御能力, 丽蚜小蜂更倾向于寄生 *Rickettsia* 阴性的烟粉虱若虫, 以提高其后代的存活率。

关键词 *Rickettsia*; 烟粉虱; 丽蚜小蜂; 寄主选择性; 寄生率

Effects of the *Rickettsia* endosymbiont on the host preferences and parasitism rate of *Encarsia formosa*, a parasitoid of the whitefly *Bemisia tabaci*

LIU Yuan^{1,2**} LI Ying¹ PENG Jing² CHEN Xin-Yi² FAN Ze-Yun^{1,2} QIU Bao-Li^{1,2,3***}

(1. Key Laboratory of Bio-Pesticide Creation and Application, Guangzhou 510640, China;

2. Engineering Research Center of Biological Control, Ministry of Education, Guangzhou 510640, China;

3. Department of Entomology, South China Agricultural University, Guangzhou 510640, China)

Abstract [Objectives] To investigate the impact of *Rickettsia* infection on the resistance of the whitefly *Bemisia tabaci* to the parasitoid wasp *Encarsia formosa*, and provide new strategies for whitefly management. [Methods] The parasitism rate, developmental period, eclosion rate, body size (body length, body width, head length and head width) and the host preferences of *E. formosa* for different *B. tabaci* hosts, were investigated in both *Rickettsia* positive and negative populations of *B. tabaci* (B-biotype) and its parasitoid *E. formosa*. [Results] *Rickettsia* infection had a significant effect on the parasitism rate and developmental period of *E. formosa*, but no significant effects on the eclosion rate and body size of F_1 generation adults. The average parasitism rates of *E. formosa* on *Rickettsia* positive and negative *B. tabaci* nymphs was 32.52% and 41.50%, respectively, and the developmental periods of these two populations were 14.5 d and 15.0 d, respectively. The eclosion rates

*资助项目 Supported projects: 国家重点研究计划 (2017YFD0200406); 国家自然科学基金 (31672028); 广州市科技计划项目 (201804020070); 广东省重点领域研发计划项目 (2018B020205003)

**第一作者 First author, E-mail: lyuan@stu.scau.edu.cn

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

收稿日期 Received: 2019-05-08; 接受日期 Accepted: 2019-10-31

of F_1 generation *E. formosa* adults raised on either *Rickettsia* positive or *Rickettsia* negative *B. tabaci* nymphs, were 79.02% and 83.71%, respectively; the body length, body width, head length, and head width of F_1 generation *E. formosa* adults raised on *Rickettsia* positive hosts were slightly larger than those of wasps raised on *Rickettsia* negative hosts. In laboratory choice experiments, the average parasitism rates of *E. formosa* on *Rickettsia* positive vs *Rickettsia* negative *B. tabaci* hosts were 35.26% and 50.22%, respectively. Under semi-field conditions, the average parasitism rates of *E. formosa* on *Rickettsia* positive populations was 35.03% in choice experiments; significantly lower than that on *Rickettsia* negative populations (57.79%). [Conclusion] *Rickettsia* infection reduces the susceptibility of *B. tabaci* to parasitism by *E. formosa* because *E. formosa* females prefer to parasitize *Rickettsia* negative *B. tabaci*, a preference that potentially increases the survival of their offspring.

Key words *Rickettsia*; *Bemisia tabaci*; *Encarsia formosa*; host preference; parasitism rate

烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 属半翅目 Hemiptera 粉虱科 Aleyrodidae 小粉虱属 *Bemisia*, 是一类以刺吸式口器取食植物汁液的高度杂食性害虫 (任顺祥等, 2011; 张灿等, 2015), 1889 年第一次在希腊的烟草上被发现并描述 (Oliveira *et al.*, 2001)。目前记录的烟粉虱寄主植物多达 600 种 (Secker *et al.*, 1998), 主要属于菊科、茄科、葫芦科、豆科、十字花科及大戟科 (邱宝利等, 2001)。除直接刺吸植物汁液外, 烟粉虱也可分泌蜜露, 诱发煤污病, 同时还可传播 15 种病毒, 引起 40 多种植物病害 (Brown, 1994), 带来的经济损失平均每年超过 3 亿美元 (De Barro and Driver, 1997)。近年来, 随着烟粉虱抗药性的逐渐增强以及人们对食品安全、环境安全的重视, 广大农业及昆虫学研究者将其防治的关注点从化学防治转变为生物防治, 以符合环境可持续发展的需求 (Stansly and Natwick, 2010), 而烟粉虱的生物防治主要是利用丰富的天敌资源和病原真菌, 以达到治理的目的 (王联德和黄建, 2006)。

丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* Gahan 属膜翅目 Hymenoptera 蚜小蜂科 Aphelinidae 恩蚜小蜂属 *Encarsia*, 是烟粉虱的重要寄生性天敌昆虫之一, 营孤雌产雌的生殖方式, 通过体内寄生或取食体液的方式对烟粉虱进行控制 (Polaszek *et al.*, 1992; Zang and Liu, 2008, 2009)。目前, 借助成熟的规模化繁殖技术, 丽蚜小蜂已经在我国和世界多地实现商品化生产, 并被广泛应用于温室作物粉虱类害虫的生物防控 (徐学农和王恩东, 2008)。

Rickettsia 属变形菌纲 Alphaproteobacteria 立克次氏体目 Rickettsiales 立克次氏体科 Rickettsiaceae, 是烟粉虱体内一种重要的次生共生菌, 对烟粉虱的生理学、生态学特性起着重要作用 (潘慧鹏和张友军, 2012)。有研究发现, *Rickettsia* 可以缩短 B 型烟粉虱的世代发育历期, 提高 B 型烟粉虱的产卵量、存活率和后代雌性比 (Himler *et al.*, 2011)。同时, *Rickettsia* 在一定程度上也可以影响宿主对不良环境的耐受力及对天敌昆虫和病原微生物的防御能力 (Oliver *et al.*, 2003; Kontsedalov *et al.*, 2008; Mahadav *et al.*, 2008; Brumin *et al.*, 2011)。

本研究以具有相同遗传背景的 *Rickettsia* 阳性和阴性烟粉虱 (B 生物型) 及丽蚜小蜂为研究对象, 探究次生共生菌 *Rickettsia* 感染对烟粉虱防御丽蚜小蜂寄生能力的影响, 以期为进一步揭示内共生菌-烟粉虱-寄生蜂的互作提供理论依据, 为探索新型害虫防治技术提供策略与思路支持。

1 材料与方法

1.1 供试植物及虫源

棉花 *Gossypium hirsutum* L., 品种为“鲁棉研 32 号”, 采购于山东省潍坊市种子管理站。自然条件下, 人工播种 3-4 粒棉花种子在含营养土的塑料盆 ($d=12\text{ cm}$, $h=15\text{ cm}$) 中, 生长期间将其置于网室的养虫笼内, 定期浇水施肥, 注意植株的病虫草害防控, 在叶期 6-8 片时用于试验。

烟粉虱 (B 生物型) 于 2015 年 7 月采自华

南农业大学的教学实习农场, 寄主植物为茄子 *Solanum melongena* L.。实验室通过单对繁殖筛选的方法, 建立了 *Rickettsia* 阳性与阴性烟粉虱种群, 并在棉花寄主上继代繁殖。每月定期选取若干烟粉虱成虫检测 *Rickettsia* 及其它次生共生菌感染情况, 同时, 利用 COI 测序技术监测种群的纯度 (Qiu *et al.*, 2009)。

丽蚜小蜂由北京市农林科学院提供, 在生物防治教育部工程研究中心 (华南农业大学) 室内以棉花为寄主植物、以烟粉虱 (B 型, 自然种群, *Rickettsia* 感染比例约为 60%-75%) 为寄主昆虫进行继代繁殖。

烟粉虱及丽蚜小蜂的饲养条件为: 温度 (26 ± 1) °C, 相对湿度 60%-80%, 光周期 14 L : 10 D, 光照强度 3 000 lx。

1.2 丽蚜小蜂的繁殖

利用接虫网袋接种 *Rickettsia* 阳性的 B 型烟粉虱成虫, 让其在棉花叶片上交配产卵 24 h, 然后用吸虫管将网袋中的烟粉虱吸出。当烟粉虱发育至 3 龄若虫时, 观察叶片上若虫的数量, 用接虫盒 (4 cm×2 cm) 接入足量的丽蚜小蜂, 让其产卵寄生, 繁衍多代。

1.3 丽蚜小蜂寄生试验

选用生长状况一致的棉花苗, 每株苗选取大小相近的叶片, 利用接虫盒在每张叶片上接入 *Rickettsia* 阳性或阴性烟粉虱成虫 50 对, 让其交配产卵 24 h。待烟粉虱发育至 3 龄若虫时, 每张叶片上保留 160 头若虫, 多余若虫用昆虫针轻轻剔除, 然后按丽蚜小蜂: 烟粉虱=1:20 的比例接入丽蚜小蜂 (5-7 日龄蜂), 寄生 24 h 后将其全部移除。每个处理设置 7 个重复, 记录丽蚜小蜂在 *Rickettsia* 阳性和阴性烟粉虱 3 龄若虫上的寄生率、羽化率、发育历期。

1.4 丽蚜小蜂个体发育观察

用发酵管收集 *Rickettsia* 阳性和阴性烟粉虱若虫体内初羽化的丽蚜小蜂 (F_1 代), 然后在联机显微镜 (蔡司, SteREO Discovery. V20) 下, 测量丽蚜小蜂成虫的体长、体宽、头长、头宽,

试验设置 30 个重复。

1.5 丽蚜小蜂对不同烟粉虱寄主的选择试验

室内实验: 在直径 150 mm 的培养皿中铺 3 mm 厚 2% 的水琼脂凝胶, 将 *Rickettsia* 阳性和阴性的烟粉虱 3 龄若虫棉花叶片摘下 (叶片的 *Rickettsia* 阳性和阴性若虫的比例为 1:1), 分别置于水琼脂凝胶上保鲜, 盖上皿盖 (皿盖经改造: 顶部中间部分挖空, 以 100 目的纱网覆盖, 并在最中心位置留一接虫口)。按丽蚜小蜂: 烟粉虱若虫=1:20 的比例接入丽蚜小蜂 (5-7 日龄), 然后用脱脂棉花团封堵接虫口、用封口膜封装培养皿及皿盖以防丽蚜小蜂逃逸。待丽蚜小蜂寄生 48 h 后将其全部移除, 记录丽蚜小蜂对不同烟粉虱若虫的选择寄生率, 试验重复 8 次。

田间笼罩实验: 将 *Rickettsia* 阳性和阴性烟粉虱 3 龄若虫取食为害的棉花植株 (不同植株上 *Rickettsia* 阳性和阴性若虫的比例为 1:1), 分别置于养虫笼 (60 cm×60 cm×60 cm) 的对称位置。按丽蚜小蜂: 烟粉虱若虫=1:20 的比例, 在养虫笼中央释放丽蚜小蜂 (5-7 日龄), 释放后立即密闭养虫笼的封口, 以防丽蚜小蜂逃逸。待丽蚜小蜂寄生 48 h 后将其全部移除, 记录丽蚜小蜂对不同烟粉虱若虫的选择寄生率, 试验重复 8 次。

1.6 数据处理与分析

试验数据采用 Excel (2010) 软件进行统计, 丽蚜小蜂寄生试验及个体发育的各指标采用 SPSS17.0 软件进行独立 *t*-检验分析, 丽蚜小蜂寄主选择试验的各指标采用配对样本检验分析, 图表采用 Excel (2010) 软件进行绘制。

2 结果与分析

2.1 *Rickettsia* 感染烟粉虱寄主对丽蚜小蜂发育的影响

研究发现, 烟粉虱感染 *Rickettsia* 对丽蚜小蜂的寄生率、发育历期有显著影响, 但对丽蚜小蜂 F_1 代的羽化率无显著影响。丽蚜小蜂对 *Rickettsia* 阳性烟粉虱若虫的寄生率为 32.52%, 对阴性烟粉虱若虫的寄生率为 41.50%, 两者差异显著 (图

1)。丽蚜小蜂寄生 *Rickettsia* 阳性烟粉虱若虫时, 其 F_1 代的发育历期为 14.5 d, 与寄生阴性烟粉虱若虫相比缩短了 0.5 d, 二者差异显著 (图 2)。丽蚜小蜂寄生 *Rickettsia* 阳性烟粉虱若虫时, 其 F_1 代成虫的羽化率为 79.02%, 低于寄生阴性烟粉虱若虫时的羽化率 83.71%, 且二者差异不显著 (图 3)。

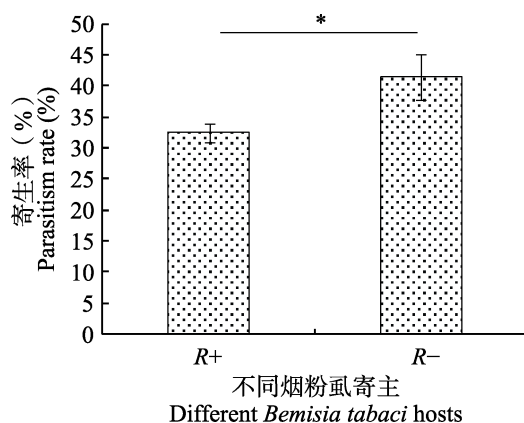


图 1 丽蚜小蜂在不同烟粉虱寄主上的寄生率
Fig. 1 The parasitism rate of *Encarsia formosa* on different *Bemisia tabaci* hosts

R+和 R-分别为 *Rickettsia* 阳性和阴性烟粉虱。

*表示在 0.05 水平上差异显著,

**表示在 0.01 水平上差异

极显著, ns 表示差异不显著 (*t*-检验)。下同。

R+ and R- mean *Rickettsia* positive and negative *B. tabaci* respectively. * indicates extremely significant difference at 0.05 level, ** indicates significant difference at 0.01 level, ns indicates no significant difference (*t*-test). The same below.

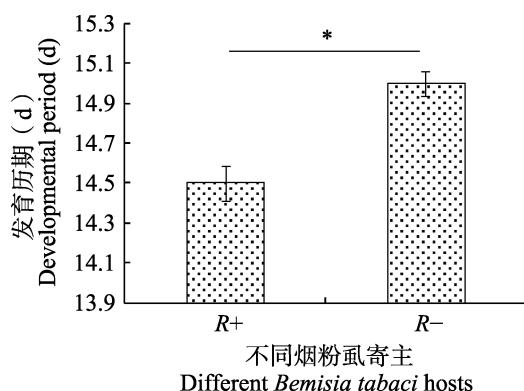


图 2 丽蚜小蜂在不同烟粉虱寄主上的发育历期
Fig. 2 The developmental period of *Encarsia formosa* on different *Bemisia tabaci* hosts

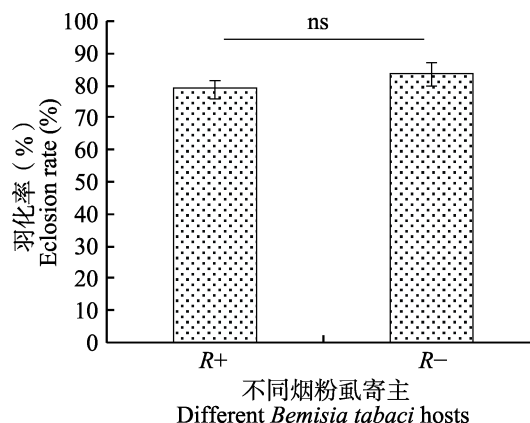


图 3 丽蚜小蜂在不同烟粉虱寄主上的羽化率
Fig. 3 The eclosion rate of *Encarsia formosa* on different *Bemisia tabaci* hosts

2.2 *Rickettsia* 感染烟粉虱寄主对丽蚜小蜂体型的影响

研究发现, *Rickettsia* 感染烟粉虱对丽蚜小蜂 F_1 代成虫的体长、体宽、头长、头宽无显著差异。寄生 *Rickettsia* 阳性烟粉虱若虫后羽化的丽蚜小蜂平均体长为 621.43 μm , 体宽为 204.98 μm , 头长为 102.05 μm , 头宽为 226.43 μm ; 寄生 *Rickettsia* 阴性者平均体长为 606.86 μm , 体宽为 194.72 μm , 头长为 97.55 μm , 头宽为 216.42 μm , 体型略小 (表 1)。

2.3 *Rickettsia* 感染烟粉虱寄主对丽蚜小蜂寄主选择性的影响

研究发现, 在实验室内烟粉虱寄主可选择的条件下: 丽蚜小蜂对 *Rickettsia* 阳性烟粉虱若虫的寄生率为 35.26%, 对阴性烟粉虱若虫的寄生率为 50.22%, 二者差异显著 (图 4)。在田间笼罩情况下: 丽蚜小蜂对 *Rickettsia* 阳性烟粉虱若虫的寄生率为 35.03%, 对阴性烟粉虱若虫的寄生率为 57.79%, 二者差异极显著 (图 5)。

3 讨论

丽蚜小蜂是粉虱类害虫的重要寄生性天敌, 最初被广泛应用于温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) 的防控, 在许多国家和地区取得了巨大成功 (Hoddle *et al.*, 1998)。有研究发现, 丽蚜小蜂对烟粉虱的治理, 也具有

表 1 不同烟粉虱寄主上丽蚜小蜂 F₁ 代成虫的体型 (μm)

Table 1 The body size of *Encarsia formosa* F₁ generation adults on different *Bemisia tabaci* hosts (μm)

	R+ 烟粉虱上羽化的丽蚜小蜂 <i>E. formosa</i> on <i>Rickettsia</i> positive <i>B. tabaci</i>	R-烟粉虱上羽化的丽蚜小蜂 <i>E. formosa</i> on <i>Rickettsia</i> negative <i>B. tabaci</i>	t-检验 t-test
体长 Body length	621.43 ± 8.22 a	606.86 ± 8.14 a	$t=1.259, df=57, P>0.05$
体宽 Body width	204.98 ± 3.19 a	194.72 ± 4.20 a	$t=1.959, df=56, P>0.05$
头长 Head length	102.05 ± 2.59 a	97.55 ± 2.15 a	$t=1.338, df=54, P>0.05$
头宽 Head width	226.43 ± 4.67 a	216.42 ± 6.21 a	$t=1.294, df=57, P>0.05$

表中数据为平均值±标准误，同一行数据后具有相同小写字母表示在 0.05 水平上差异不显著 (t-检验)。

The data are mean ± SE, and followed by the same lowercase letters in the same row indicate no significant difference at 0.05 level (t-test).

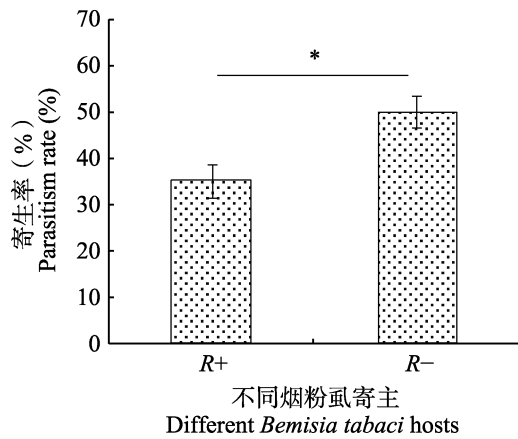


图 4 室内条件下丽蚜小蜂对不同烟粉虱寄主的选择寄生情况

Fig. 4 The preference and parasitism rate of *Encarsia formosa* to different *Bemisia tabaci* hosts under laboratory conditions

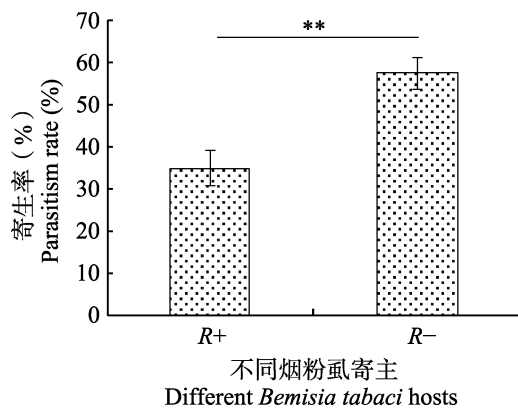


图 5 田间笼罩条件下丽蚜小蜂对不同烟粉虱寄主的选择寄生情况

Fig. 5 The preference and parasitism rate of *Encarsia formosa* to different *Bemisia tabaci* hosts in semi-field conditions

良好的控制效果 (Liu *et al.*, 2015), 因此, 采用生物防治的方法, 利用丽蚜小蜂等寄生性天敌

来防控粉虱已经成为趋势。当然, 丽蚜小蜂对粉虱的寄生特性受多种因素的影响, 例如粉虱的种类及发育龄期、寄主植物的种类、叶片形态学特征及其挥发性信息化合物等 (Hoddle *et al.*, 1998; 张世泽等, 2003; 郭义, 2007; 徐维红等, 2007; 张帆等, 2007; 张晴晴等, 2011)。王东升 (2015) 通过选择性试验发现, 丽蚜小蜂对温室白粉虱、烟粉虱 2 种粉虱若虫均有寄生现象, 但其更倾向于寄生温室白粉虱, 取食烟粉虱。刘馨 (2017) 研究发现, 丽蚜小蜂寄生 B 型烟粉虱若虫时偏好 3 龄若虫, 而寄生 Q 型烟粉虱时偏好 2 龄、3 龄及 4 龄若虫。徐维红等 (2007) 研究发现, 不同寄主植物对丽蚜小蜂的寄生率、发育历期、寿命均有较大影响, 寄主植物间差异显著, 但对其存活率影响不大。Lenteren 等 (1977) 和 Woets 等 (1976) 研究指出, 在寄主植物黄瓜 *Cucumis sativus* L.、茄子上, 丽蚜小蜂的寄生效果并不理想, 可能是因为植株叶片绒毛密度高, 阻碍了丽蚜小蜂对寄主的搜索能力。郭义 (2007) 研究发现, 不同处理健康的、机械损伤的、温室白粉虱取食的、烟粉虱取食的黄瓜, 它们所产生的挥发性信息化合物对丽蚜小蜂具有不同的引诱作用, 但带伤口的粉虱对丽蚜小蜂引诱能力更强。

越来越多的研究表明, 次生共生菌 *Rickettsia* 能提高宿主对天敌昆虫及病原微生物的防御能力。Oliver 等 (2003) 研究发现 *Rickettsia* 可以提高宿主豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* (Harris) 抵御寄生蜂 *Aphidius ervi* Haliday 的能力; Mahadav 等 (2008) 研究指出, 携带 *Rickettsia*

的烟粉虱可以在一定程度上抵御桨角蚜小蜂 *Eretmocerus mundus* Mercet 的寄生; 张焱 (2016) 也发现, *Rickettsia* 的存在, 显著降低了桨角蚜小蜂 *Eretmocerus hayati* Zolnerowich and Rose 对烟粉虱的取食量、寄生量、总致死量, 并在一定程度上降低了该寄生蜂的适合度。类似地, 我们的研究也发现, *Rickettsia* 感染烟粉虱对丽蚜小蜂的寄生率具有显著影响。但 *Rickettsia* 感染烟粉虱对丽蚜小蜂 F_1 代成虫的羽化率无显著影响。推测是烟粉虱 *Rickettsia* 相关的防御反应能够通过本身的包裹化作用直接杀死或阻止寄生蜂幼虫的发育, 但对蛹期影响不大。然而目前, 这种保护机制仍然未知 (Moran *et al.*, 2005; Vorburger *et al.*, 2009)。同时, 我们还发现, *Rickettsia* 感染烟粉虱可以缩短丽蚜小蜂 F_1 代的发育历期, 可能是寄生蜂的毒性物质和畸形细胞将原本要供给宿主卵细胞和胚胎的营养转移到发育中的寄生蜂幼虫 (Pennacchio *et al.*, 1999), 进而使得丽蚜小蜂的发育历期缩短。张焱 (2016) 研究也指出, 烟粉虱携带内共生菌可以显著缩短桨角蚜小蜂 *Er. hayati* 各龄期的发育时间。

有研究指出, 阿尔蚜茧蜂 *Aphidius ervi* Haliday 能够识别宿主豌豆蚜体内的共生菌 *Hamiltonella defence* (Nyabuga *et al.*, 2010)。苏奇 (2015) 也发现, 当丽蚜小蜂面临 *Hamiltonella* 阳性和阴性 Q 型烟粉虱若虫时, 其更倾向于寄生 *Hamiltonella* 阴性的烟粉虱若虫, 我们的研究结果也证实了这一倾向。无论在室内还是田间笼罩条件下, 丽蚜小蜂更偏好寄生 *Rickettsia* 阴性的烟粉虱若虫, 且二者的寄生率达到显著甚至极显著水平。值得一提的是, 丽蚜小蜂对 *Rickettsia* 阳性或阴性烟粉虱选择寄生的生态学机制的进一步研究将有助于推动包括烟粉虱在内的半翅目刺吸式害虫综合防治策略的发展。

参考文献 (References)

Brown JK, 1994. Current status of *Bemisia tabaci* as a plant pest and virus vector in agroecosystems worldwide. *FAO Plant Protection Bulletin*, 42(2): 1–32.

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

De Barro PJ, Driver F, 1997. Use of RAPD PCR to distinguish the B biotype from other biotypes of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Australia Journal of Entomology*, 36(2): 149–152.

Guo Y, 2007. Roles of volatile phytochemicals and learning on host-finding behavior of *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae). Master dissertation. Chongqing: Southwest University. [郭义, 2007. 植物挥发物及学习经历在丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* Gahan 寄主寻找行为中的作用. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.]

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.

Hoddle MS, Van Driesche RG, Sanderson JP, 1998. Biology and use of the whitefly parasitoid *Encarsia formosa*. *Annual Review of Entomology*, 43(1): 645–669.

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

Lenteren Van JC, Woets J, vander PN, Bostel W, 1977. Biological control of the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae) by *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae) in Holland, an example of successful applied ecological research. *Medical Foreign Affairs Committee Landbouww Rijksuniv Gent*, 42: 1333–1342.

Liu TX, Stansly PA, Gerling D, 2015. Whitefly parasitoids: Distribution, life history, bionomics, and utilization. *Annual Review of Entomology*, 60(1): 273–292.

Liu X, 2017. Host preference of *Encarsia formosa* on *Bemisia tabaci* Q/B. Master dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [刘馨, 2017. 丽蚜小蜂对 Q/B 烟粉虱的寄主选择性机制. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]

Mahadav A, Gerling D, Gottlieb Y, Czosnek H, Ghanim M, 2008. Parasitization by the wasp *Eretmocerus mundus* induces transcription of genes related to immune response and symbiotic bacteria proliferation in the whitefly *Bemisia tabaci*. *BMC Genomics*, 9(1): 413–421.

Moran NA, Russell JA, Koga R, Fukatsu T, 2005. Evolutionary relationships of three new species of Enterobacteriaceae living as symbionts of aphids and other insects. *Applied Environmental Microbiology*, 71(6): 3302–3310.

Nyabuga FN, Outreman Y, Simon JC, Heckel DG, Weisser WW, 2010. Effects of pea aphid secondary endosymbionts on aphid resistance and development of the aphid parasitoid *Aphidius ervi*: A correlative study. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 136(3): 243–253.

Oliver KM, Russell JA, Moran NA, Hunter MS, 2003. Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(4): 1803–1807.

- Oliveira MRV, Henneberry TJ, Anderson P, 2001. History, current status, and collaborative research projects for *Bemisia tabaci*. *Crop Protection*, 20(9): 709–723.
- Pan HP, Zhang YJ, 2012. Progress in the insect symbiont *Rickettsia*. *Acta Entomologica Sinica*, 55(9): 1103–1108. [潘慧鹏, 张友军, 2012. 昆虫共生细菌的研究进展. 昆虫学报, 55(9): 1103–1108.]
- Pennacchio F, Fanti P, Falabella P, Digilio M, Bisaccia F, Tremblay E, 1999. Development and nutrition of the braconid wasp, *Aphidius ervi* in aposymbiotic host aphids. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 40(1): 53–63.
- Polaszek A, Evans GA, Bennett FD, 1992. *Encarsia* parasitoids of *Bemisia tabaci* (Hymenoptera: Aphelinidae, Homoptera: Aleyrodidae): A preliminary guide to identification. *Bulletin of Entomological Research*, 82(3): 375–392.
- Qiu BL, Chen YP, Liu L, Peng WL, Li XX, 2009. Identification of three major *Bemisia tabaci* biotypes in China based on morphological and DNA polymorphisms. *Progress in Natural Science*, 19(6): 713–718.
- Qiu BL, Ren SX, Sun TX, Lin L, Kuang ZB, 2001. Investigation of host plants of *Bemisia tabaci* (Gennadius) in Guangzhou area. *Journal of South China Agricultural University*, 22(4): 43–47. [邱宝利, 任顺祥, 孙同兴, 林莉, 邱灼彬, 2001. 广州地区烟粉虱寄主植物调查初报. 华南农业大学学报, 22(4): 43–47.]
- Ren SX, Qiu BL, Ge F, Zhang YJ, Du YZ, Chen XX, Guo JY, Lin KJ, Peng ZQ, Yao SL, Hu YH, Wang LD, 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.]
- Secker AE, Bedford ID, Markham PG, Williams MECD, 1998. Squash, a reliable field indicator for the presence of B biotype of tobacco whitefly, *Bemisia tabaci*/Brighton Crop Protection Conference Pest and Diseases. British Crop Protection Council. 837–842.
- Stansly PA, Natwick ET, 2010. Integrated systems for managing *Bemisia tabaci* in protected and open field agriculture//Stansly PA, Naranjo SE (eds.). *Bemisia: Bionomics and Management of a Global Pest*. The Netherlands: Springer Netherlands. 467–497.
- Su Q, 2015. The ecological mechanism of secondary symbiont *Hamiltonella* in the transmission of *Tomato yellow leaf curl virus* by *Bemisia tabaci* biotype Q. Doctoral dissertation. Changsha: Hunan Agricultural University. [苏奇, 2015. 次生共生细菌 *Hamiltonella* 在 Q 型烟粉虱传播番茄黄化曲叶病毒中的生态学机制研究. 博士学位论文. 长沙: 湖南农业大学.]
- Vorburger C, Gehrler L, Rodriguez P, 2009. A strain of the bacterial symbiont *Regiella insecticola* protects aphids against parasitoids. *Biology Letters*, 6(1): 109–111.
- Wang DS, 2015. Studies on the biology and its parasitic characteristic of *Encarsia Formosa*. Master dissertation. Alacr: Tarim University. [王东升, 2015. 丽蚜小蜂生物学及其寄生特性的研究. 硕士学位论文. 阿拉尔: 塔里木大学.]
- Wang LD, Huang J, 2006. Damage and bio-control of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University*, 35(4): 365–371. [王联德, 黄建, 2006. 烟粉虱的为害及其生物防治策略. 福建农林大学学报, 35(4): 365–371.]
- Woets J, Lenteren Van JC, 1976. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* (Hemiptera: Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae). VI. Influence of the host plant on the greenhouse whitefly and its parasite *Encarsia formosa*. *IOBC-WPRS Bulletins*. 4:151–164.
- Xu WH, Gu XS, Liu BM, Hu XX, Bai YC, 2007. Effects of different host plants on parasitism, development, survival and population increase of *Encarsia formosa* Gahan. *Shandong Agricultural Sciences*, (6): 73–75. [徐维红, 谷希树, 刘佰明, 胡学雄, 白义川, 2007. 不同寄主植株对丽蚜小蜂寄生、发育、存活和增殖的影响. 山东农业科学, (6): 73–75.]
- Xu XN, Wang ED, 2008. Techniques for production and application of natural enemies in abroad. *Chinese Journal of Biological Control*, 24(1): 75–79. [徐学农, 王恩东, 2008. 国外昆虫天敌商品化生产及应用. 中国生物防治, 24(1): 75–79.]
- Zang LS, Liu TX, 2008. Host-feeding of three parasitoid species on *Bemisia tabaci* biotype B and implications for whitefly biological control. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 127(1): 55–63.
- Zang LS, Liu TX, 2009. Food-deprived host-feeding parasitoids kill more pest insects. *Biocontrol Science and Technology*, 19(6): 573–583.
- Zhang C, Wang XM, Qiu BL, Ge F, Ren SX, 2015. Review of current research on *Bemisia tabaci* (Gennadius). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(1): 32–46. [张灿, 王兴民, 邱宝利, 戈峰, 任顺祥, 2015. 烟粉虱热点问题研究进展. 应用昆虫学报, 52(1): 32–46.]
- Zhang F, Luo C, Zhang JM, 2007. Parasitic preference of *Encarsia formosa* on *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum*. *North China Agriculture Report*, 22(6): 179–182. [张帆, 罗晨, 张君明, 2007. 丽蚜小蜂对烟粉虱和温室粉虱的寄主选择. 华北农学报, 22(6): 179–182.]
- Zhang QQ, Chen HY, Qin YC, 2011. Damage from *Bemisia tabaci* affects its host plant's volatiles and the parasitism of *Encarsia formosa*. *Chinese Journal of Biological Control*, 27(1): 22–26. [张晴晴, 陈红印, 秦玉川, 2011. 烟粉虱为害对丽蚜小蜂寄生及寄主植物挥发物的影响. 中国生物防治学报, 27(1): 22–26.]
- Zhang SZ, Wan FH, Zhang F, Hua BZ, 2003. Parasitic suitability of two strains of *Encarsia formosa* on *Bemisia tabaci*. *Chinese Journal of Biological Control*, 19(4): 149–153. [张世泽, 万方浩, 张帆, 花保桢, 2003. 丽蚜小蜂两个品系对烟粉虱若虫的寄主适宜性. 中国生物防治, 19(4): 149–153.]
- Zhang Y, 2016. The diversity of predominate endosymbionts of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Gennadius) and its function on itself and dominant parasitoid. Master dissertation. Chongqing: Southwest University. [张焱, 2016. 烟粉虱优势次生内共生菌种类分析及对自身和优势寄生蜂的功能研究. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.]