

植物介导的昆虫内共生菌水平传播及其对宿主生物学特性的影响^{*}

刘媛^{1,2**} 凡泽云^{1,2} 栗颖¹ 彭晶² 陈心怡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 内共生菌 (Endosymbionts) 与其昆虫宿主的生物学特性联系非常密切。近年来, 昆虫内共生菌水平传播的途径及机制已经成为昆虫学研究的热点之一。越来越多的研究表明, 亲缘关系相距甚远的昆虫可以感染有相同或相似的内共生菌, 说明昆虫内共生菌的水平传播在自然界中普遍存在。植物介导的昆虫内共生菌水平传播便是其中的一条途径, 即同种或不同种类的昆虫可以通过取食, 获得供体昆虫传入植物组织中的内共生菌, 形成内共生菌从供体昆虫-寄主植物-受体昆虫传播的路径。本文主要以植物介导的昆虫内共生菌水平传播途径为对象, 介绍了昆虫内共生菌的水平传播途径, 以及内共生菌传入后对新宿主生物学、生态学特性的影响, 以期昆虫内共生菌水平领域的研究提供更多有价值的参考。

关键词 植物介导; 昆虫; 内共生菌; 水平传播; 生物学特性

Plant-mediated horizontal transmission of insect endosymbionts and their biological effects on recipients

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

(1. Key Laboratory of Bio-Pesticide Innovation 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 Endosymbionts are closely adapted to the biology of their insect hosts. In recent years, the routes and mechanisms involved in the horizontal transmission of insect endosymbionts has been an important topic in entomological research. A growing number of studies have revealed that insects with no close taxonomic affinity are infected with the same, or similar, endosymbionts. This indicates that horizontal transmission of insect endosymbionts is ubiquitous in nature, and that plant-mediated horizontal transmission of insect endosymbionts is a pathway for this. Recipient insects either of the same, or different, species can acquire endosymbionts from infected host plants; i.e. endosymbionts are transmitted from source insects to recipients via host plants. This paper reviews the mechanisms and processes involved in the plant-mediated horizontal transmission of insect endosymbionts, as well as the biological and ecological effects of endosymbionts on recipient hosts. We hope this review will provide a valuable reference for research on insect endosymbionts and pest control.

Key words plant-mediated; insects; endosymbionts; horizontal transmission; biological effects

昆虫在自然界中种类繁多, 数量庞大。1953 年, Buchner (1965) 首次从组织解剖学角度描

^{*}资助项目 Supported projects: NSFC-广东省政府联合基金 (U1701231); 广东省重点领域研发计划项目 (2018B020205003); 国家自然科学基金 (31672028); 广州市科技计划项目 (201804020070)

^{**}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: 2020-01-03; 接受日期 Accepted: 2020-02-10

述了上百种昆虫与微生物的共生现象,并且估计至少有 15%-20%的昆虫与微生物有共生关系。当微生物与昆虫等其他生物共生时,这种微生物被称为共生菌。一般可以将共生关系分为互利共生、中性共生、寄生共生 (Ewald, 1987; Werren *et al.*, 2008; Frago *et al.*, 2012), 而生活在昆虫细胞内部的共生菌被称为内共生菌 (Endosymbionts)。内共生菌与昆虫的相互作用往往是错综复杂的,在长期的协同进化过程中,宿主昆虫为内共生菌提供其生长所必需的小生境,而内共生菌在宿主昆虫的生长发育、生殖调控、遗传进化、对环境的适应度等方面发挥重要作用 (Cardoza *et al.*, 2006; Oliver *et al.*, 2009; 张灿等, 2015; 刘媛等, 2019)。它们彼此相互依赖、相互影响、协同进化 (Baumann *et al.*, 1995)。

近年来,昆虫与内共生菌之间的互作关系受到越来越多的关注。国内外研究主要集中在内共生菌的功能及其对宿主昆虫生殖、防御、抗药性和环境适应性的影响等方面,但昆虫内共生菌传播的路径与机制已成为近年来研究的热点之一。由于内共生菌无法离体培养,对它们的研究只能以宿主昆虫为载体,在评估单个共生菌在复杂生物体中发挥的潜在作用时,往往需要采用抗生素处理、微量注射转染和高温处理等方法,建立某种共生菌阳性或阴性的昆虫种群,但 these 方法往往也因为环境条件的改变,而面临诸多的挑战。

自然界中,已知大约有 60%以上的昆虫都含有内共生菌,以刺吸式昆虫为例,蚜虫的内共生菌主要有 *Buchnera aphidicola*, *Candidatus Hamiltonella defensa*, *Candidatus Regiella insecticola*, *Serratia symbiotica*, *Wolbachia*, *Rickettsia* 等,粉虱的内共生菌主要有 *Portiera*, *Wolbachia*, *Rickettsia*, *Cardinium*, *Hamiltonella*, *Arsenophonus* 等 (安璇等, 2015; 尹祥杰等, 2015; 李迁等, 2016; Tang *et al.*, 2018)。本文在简要阐述昆虫内共生菌概况的基础上,重点介绍寄主植物介导的昆虫内共生菌的传播方式、传播过程,以及内共生菌对受体昆虫生物学特性的影

响,并对今后的研究进行展望,以期为探索基于共生菌-宿主互作关系的新型害虫防治策略提供参考。

1 昆虫内共生菌概况

内共生菌是由一个自由的有机体进化而来的一个类细胞器,其结构和功能与线粒体、叶绿体相似,都有一层来自宿主的膜包裹,存在于宿主的整个生命周期中,并且具有不同于宿主的核酸、蛋白质合成系统,使其可以免于宿主防御系统的干扰,形成稳定的、可遗传的共生系统 (谭周进等, 2005; 李迁等, 2016)。

昆虫内共生菌主要包括酵母类、真菌和细菌类,多属于变形菌门 *Proteobacteria* 变形菌纲 *Alphaproteobacteria* 和厚壁菌门 *Firmicutes* 柔膜菌纲 *Mullicutes* 等 (李迁等, 2016)。根据内共生菌在宿主昆虫体内的分布及其与宿主的进化关系,可将其分为原生共生菌 (Primary symbiont) 和次生共生菌 (Secondary symbiont) (Baumann, 2005)。在长期的协同进化中,每个昆虫体内有且只有一种原生共生菌,如蚜虫体内的 *Buchnera aphidicola*、粉虱体内的 *Portiera aleyrodidarum*、木虱体内的 *Carsonella ruddii*、粉蚧体内的 *Trenblaya princeps* (Santos-Garcia *et al.*, 2012; Russell *et al.*, 2014; Lopez-Madrigal *et al.*, 2015; Morrow *et al.*, 2017)。原生共生菌一般分布于宿主特化的细胞内,这样的细胞被称为含菌细胞,多个含菌细胞聚集而形成含菌体。原生共生菌与宿主昆虫有着严格的协同进化关系 (Douglas, 1989; Baumann, 2005; Moran *et al.*, 2008), 能够为宿主提供生长所必需的营养物质、能量及解毒能力 (Lanham, 1968; Douglas, 1989; Douglas, 1996)。与原生共生菌不同,次生共生菌具有个体小、形状不规则、分布广泛的特点,它不仅分布于含菌细胞内,也可以分布于宿主昆虫的血淋巴、马氏管、生殖器官以及唾液腺等组织中 (Fukatsu *et al.*, 2001; Frydman *et al.*, 2006; Bution *et al.*, 2008; Gottlieb *et al.*, 2008; Macaluso *et al.*, 2008)。次生共生菌与其宿主没有明显的协同进化关系 (Feldhaar, 2011; 孙秀

新等, 2016), 也并不是宿主昆虫生长繁殖所必需的, 但其能够促进植物病原微生物的传播、提高宿主昆虫的适应性、不良环境耐受力、对天敌及病原微生物的防御能力 (Zchori-Fein and Brown, 2002; 杨义婷等, 2014)。

2 昆虫内共生菌的传播方式

昆虫内共生菌传播方式一般分为两种: 垂直传播和水平传播, 垂直传播指通过受精卵或胚胎由母代传递给子代; 水平传播指在同一世代同一生态位的同种或不同种昆虫个体之间进行的传递。昆虫内共生菌常呈严格的母系垂直传播, 即由雌性带菌昆虫传给后代, 是典型的“过卵巢传播”模式。值得一提的是, 次生共生菌的垂直传播存在瑕疵, 即阳性雌虫在产生大量阳性后代的同时, 也能产生部分阴性后代 (Oliver *et al.*, 2009)。也有研究发现, 昆虫内共生菌在进行垂直传播的同时也会发生小比例的水平传播 (Moran *et al.*, 2008; Duron *et al.*, 2010; Ahmed *et al.*, 2013; Carvalho *et al.*, 2014), 而且水平传播的机制是当前研究的热点问题。Carvalho 等 (2014) 通过对玉米象 *Sitophilus zeamais* Motschulsky 及以玉米象饲养的雅脊金小蜂 *Theocolax elegans* (Westwood) 进行原生共生菌 *Sitophilus* 的检测, 发现二者感染的 *Sitophilus* 16S *rRNA* 基因片段完全相同, 这也为昆虫原生共生菌在不同营养级昆虫间的水平传播提供了证据。Chen 和 Purcell (1997) 通过实验发现, 人工显微注射能使阴性豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* (Harris) 成功感染, 并且人工注射的次生共生菌 *Serratia symbiotica* (PASS, R-type)、*Rickettsia* (PAR) 能通过垂直传播的方式传递给下一代。这些研究利用实验证据解释了为什么内共生菌在节肢动物中如此丰富, 为什么亲缘关系相距甚远的昆虫可以感染有相同或相似的内共生菌。

2.1 植物介导的水平传播

昆虫是许多植物病原菌的传播媒介, 能通过取食感病植株将病原菌传播给健康植株, 其中大部分植物病原菌是通过半翅目昆虫 (Hemiptera)

传递的, 包括蚜虫、粉虱、叶蝉、飞虱和蓟马等 (Markham, 1983; Hogenhout *et al.*, 2008)。Purcell 等 (1994) 发现叶蝉 *Euscelidius variegatus* (Jassidae) 体内的一种未分类的肠道细菌 (称为 BEV), 可以通过叶蝉取食黑麦草 *Lolium Perenne* L. 实现从一个宿主到另一个宿主的转移, 这种传播方式也发生在甜菜 *Beta vulgaris* L. 和普通大麦 *Hordeum vulgare* L. 两种寄主植物上, 进而开启了人们研究植物介导的昆虫共生菌水平传播的大门。

2.1.1 植物介导的 *Wolbachia* 水平传播
Wolbachia 属于变形菌纲 (Alphaproteobacteria) 立克次氏体目 (Rickettsiales) 立克次氏体科 (Rickettsiaceae), 是不规则杆状或球孢状的革兰氏阴性细菌。Hertig 和 Wolbach (1924) 在尖音库蚊 *Culex pipiens* Pallens 的卵巢组织中首次发现, 并命名为 *Wolbachia pipientis*。自然界中, 大约 40%-75% 的节肢动物感染 *Wolbachia* (Zug and Hammerstein, 2012), 主要分布在半翅目、双翅目 Diptera、直翅目 Orthoptera、鞘翅目 Coleoptera、膜翅目 Hymenoptera 和鳞翅目 Lepidoptera; 另外, 在蛛形纲 Arachnida、甲壳纲 Crustacea、蠕虫类及丝线虫中也有分布 (Breeuwer and Jacobs, 1996; Moret *et al.*, 2001; Vavre *et al.*, 2002)。*Wolbachia* 广泛地分布在宿主体内, 可能依赖其多样的传播方式, 其除了能在宿主世代间进行垂直传播外, 还可以在同种宿主的不同个体间、不同种宿主间进行水平传播。例如, Sintupachee 等 (2006) 研究表明, 取食同一寄主植物 (南瓜 *Cucurbita moschata* Duchesne) 的烟粉虱 *Bemisia tabaci*、飞虱 *Nisia nervosa*、跳甲 *Phyllotreta* sp.、跳盲蝽 *Halticus minutus* 4 种昆虫均感染有 *Wolbachia*, 并且 4 种昆虫感染的 *Wolbachia* 系统遗传关系非常接近, 于是率先提出植物有可能介导昆虫内共生菌 *Wolbachia* 的水平传播。我们前期的研究也发现, 寄主植物棉花 *Gossypium hirsutum* L. 可以作为 *Wolbachia* 从阳性烟粉虱 *B. tabaci* (AsiaII7 型) 传播到阴性烟粉虱 (AsiaII7 型) 的桥梁, 即未感染 *Wolbachia* 的阴性烟粉虱, 通过取食阳性烟粉虱危害后带菌的

棉花而感染 *Wolbachia*, 并首次利用荧光原位杂交技术 (FISH) 揭示了 *Wolbachia* 内共生菌在棉花叶片筛管中的分布形态 (Li et al., 2017a)。赵倩等 (2019) 的研究也表明, 寄主植物棉花可以作为媒介, 实现 *Wolbachia* 从阳性土耳其斯坦叶螨 *Tetranychus turkestanii* (Ugarov et Nikolski) 到阴性土耳其斯坦叶螨的水平传播。

2.1.2 植物介导的 *Rickettsia* 水平传播

Rickettsia 属于变形菌纲, 立克次氏体目, 立克次氏体科, 多为球状或杆状的革兰氏阴性细菌。1909 年由美国病理学家 Howard Taylor Ricketts 在研究落基山斑疹热时首次发现, 次年 Ricketts 博士因在研究过程中感染落基山斑疹热不幸去世, 为了纪念他, 将此菌命名为普氏立克次体 *Rickettsia prowazekii* (张婧等, 2017)。*Rickettsia* 在自然界中分布广泛, 主要包括脊椎动物、节肢动物、环节动物、变形虫、纤毛虫、水螅纲动物等, 同时, 不同生物种群 *Rickettsia* 的感染率也存在差异 (潘慧鹏和张友军, 2012)。现有的研究表明, *Rickettsia* 具有多样化的传播方式, 包括垂直传播和水平传播 (Gottlieb et al., 2008; Chiel et al., 2009)。Caspi-Fluger 等 (2012) 研究发现, 未感染 *Rickettsia* 的烟粉虱, 可以通过取食阳性烟粉虱危害过的棉花而感染 *Rickettsia*, 揭示了以植物为介导的 *Rickettsia* 在 B 型烟粉虱种内的传播。Li 等 (2017b) 通过实验证明 *Rickettsia* 能够通过棉花在相同或不同生物型烟粉虱间传播, 即 *Rickettsia* 阳性 B 型烟粉虱通过棉花介导, 将 *Rickettsia* 传播至未感染有 *Rickettsia* 的 B 型、Q 型烟粉虱中。大多数情况下, 共生菌在宿主的种内传播比种间传播更容易发生, 这可能是因为近缘昆虫具有相似的遗传背景和适应性 (Lukasik et al., 2015)。

2.1.3 植物介导的其它内共生菌水平传播

Gonella 等 (2015) 研究发现, 昆虫次生共生菌 *Cardinium* 可以通过人工培养基和葡萄 *Vitis vinifera* L. 叶片的介导, 实现叶蝉种间从 *Scaphoideus titanus* Ball 到 *Macrosteles quadripunctulatus* (Kirschbaum), *Empoasca vitis* Gothe 的水平传播。在赵倩等 (2019) 的研究中, 未感染 *Cardinium* 的土耳其斯坦叶螨可以通过取

食先前阳性土耳其斯坦叶螨取食过的棉花而感染 *Cardinium*。Li 等 (2018) 研究发现, 小麦 *Triticum aestivum* L. 介导了昆虫次生共生菌 *Hamiltonella defensa* 在麦长管蚜 *Sitobion miscanthi* (Takahashi) 种内的传播, 且这种传播也发生在水稻 *Oryza sativa* L.、玉米 *Zea mays* L., 禾谷缢管麦蚜 *Rhopalosiphum padi* (L.) 和麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* (Rondani) 等不同水稻-蚜虫组合中。此外, Pons 等 (2019) 近年来已分离出能够独立存活于宿主蚜虫体外, 而且可以培养的共生菌 *S. symbiotica*, 它可以通过蚕豆 *Vicia faba* L. 内的植物汁液实现从阳性黑豆蚜 *Aphis fabae* Scopoli 到阴性黑豆蚜的转染, 也为植物介导 *S. symbiotica* 水平传播提供了直接证据。

2.2 其他途径的水平传播

随着人们对昆虫内共生菌水平传播的深入研究, 发现昆虫内共生菌的水平传播途径除植物介导外, 还存在寄生蜂介导、两性交配介导的水平传播途径等。

在寄生蜂介导的水平传播过程中, Vavre 等 (1999) 通过对多种果蝇及其多种寄生蜂体内的 *Wolbachia* 检测, 发现果蝇及其寄生蜂感染的 *Wolbachia* 基因序列高度相似, 且存在双重感染与三重感染的现象。Heath 等 (1999) 研究发现, 寄生蜂 *Leptopilina boulardi* Barb 可以从其宿主拟果蝇 *Drosophila simulans* sp. 中获取 *Wolbachia*, 且感染的 *Wolbachia* 可以垂直传播。甘波谊等 (2002) 指出, 灰飞虱 *Laodelphax striatellus* Fallen、褐飞虱 *Nilaparvata lugens* Stal、白背飞虱 *Sogatella furcifera* Horvath 所感染的 *Wolbachia* 具有完全一样的 *wsp* 基因序列, 而这 3 种飞虱的寄生蜂稻红螯蜂 *Haplgonatouatopus japonicus* Esaki et Hashimoto 也受到同种 *Wolbachia* 的感染, 暗示着 *Wolbachia* 可能通过寄生蜂介导的方式在不同昆虫间进行水平传播。Chiel 等 (2009) 研究发现, 桨角蚜小蜂 *Eretmocerus eremicus* Rose and Zolnerowich 和 *Eretmocerus emiratus* Rose and Zolnerowich 能通过取食阳性烟粉虱的血淋巴而感染 *Rickettsia*; 同时烟粉虱体内的桨角蚜小蜂幼虫也能获菌, 且

持续到寄生蜂羽化;但 *Rickettsia* 不能入侵桨角蚜小蜂的卵母细胞,而是存在于滤泡上皮细胞内,故桨角蚜小蜂都无法将 *Rickettsia* 垂直传播至下一代。此外,恩蚜小蜂 *Encarsia pergandiella* Howard 体内也检测到 *Rickettsia*,只是一旦其停止取食 *Rickettsia* 阳性烟粉虱,恩蚜小蜂体内 *Rickettsia* 的感染率就锐减。Gehrer 和 Vorburger (2012) 研究发现,豆柄瘤蚜茧蜂 *Lysiphlebus fabarum* Marshall、阿布拉小蜂 *Aphidius colemani* Viereck 可以通过反复刺探阳性和阴性的黑豆蚜实现共生菌 *H. defense* 和 *Regiella insecticola* 的转染。陆玉恒(2015)研究指出,*Rickettsia* 阴性的海氏桨角蚜小蜂 *Eretmocerus hayati* Rose and Zolnerowich 寄生 *Rickettsia* 阳性的 B 型烟粉虱 24 h 后,该蜂的感染率为 46.4%,但 *Rickettsia* 在海氏桨角蚜小蜂体内不能垂直传播给后代。Ahmed 等(2015)研究发现,桨角蚜小蜂 *Eretmocerus furuhashii* Rose and Zolnerowich 在 *Wolbachia* 阳性的烟粉虱宿主上取食、产卵刺探后,*Wolbachia* 会存留在其口器和产卵管内,然后能够通过对烟粉虱的非致死性刺探将 *Wolbachia* 传播至阴性烟粉虱。

在两性交配介导的水平传播过程中,Moran 和 Dunbar(2006)对豌豆蚜的次生共生菌 *R. insecticola* 进行了研究,他们发现,阴性雌性蚜虫与阳性雄性蚜虫交配产生的后代感染有 *R. insecticola*,且新感染的 *R. insecticola* 在蚜虫后代中呈垂直传播。同时,叶蝉 *S. titanus* 中的共生菌 *Asaia* sp. 也可以通过交配在雌雄个体间水平传播(Gonella et al., 2012)。此外,共同的食物源、同类相残、血淋巴接触也能导致次生共生菌在同种昆虫不同个体间的传播(Rigaud and Juchault, 1995; Huigens et al., 2000; Duron et al., 2010)。Huigens 等(2000)研究指出,当蛱蝶赤眼蜂 *Trichogramma kaykai* Pinto and Stouthamer 的 *Wolbachia* 阳性个体与 *Wolbachia* 阴性个体共享同一食物源(同一个花蛱蝶卵)时,*Wolbachia* 可由阳性个体传染给阴性个体,并且通过这种途径获得的 *Wolbachia* 可以在新宿主体内垂直传递至子代个体。Duron 等(2010)研究发现,丽蝇

蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* Walker 的杀雄菌 *Arsenophonus* 阳性个体与阴性个体共同寄生同一蝇蛹宿主时,阴性的丽蝇蛹集金小蜂可以感染 *Arsenophonus*。

3 昆虫、植物及内共生菌不同路径的传播过程

3.1 内共生菌由昆虫宿主向寄主植物传播

内共生菌从供体昆虫传递到寄主植物是植物介导水平传播的最初环节,该途径的传播效率不仅取决于供体昆虫的遗传组成、取食机制、生理结构及反应等,还取决于内共生菌的种类、丰度以及环境因素(Caspi-Fluger et al., 2012)。当然,内共生菌在植物体内的存活也是完成植物介导水平传播所必需的。供体昆虫在取食过程中向植物组织内分泌的各种物质(包括通过唾液腺输入的共生菌),往往会引起植物茉莉酸、水杨酸信号等途径的防御反应,因此,共生菌等外源物质需要克服或抵抗植物本身的防御反应,才可以在植物体内存活或存留(Pieterse et al., 2012)。

有研究发现,植物组织中的 *Wolbachia* 和 *Rickettsia* 可以在棉花叶片的韧皮部存活,并且没有引起任何明显的致病症状(Caspi-Fluger et al., 2012; Li et al., 2017a; Li et al., 2017b)。Caspi-Fluger 等(2012)研究发现,*Rickettsia* 可以从烟粉虱宿主转移到棉花、罗勒 *Ocimum basilicum* L. 和龙葵 *Solanum nigrum* L. 植物上。Li 等(2017b)通过 PCR 和荧光原位杂交(FISH)实验发现,*Rickettsia* 通过烟粉虱取食进入棉花叶片后,能在叶片的韧皮部筛管中转移,在没有烟粉虱取食的邻近叶片中也检测到 *Rickettsia* 的存在。同时,他们还发现供体烟粉虱的种群不同,*Rickettsia* 在棉花植株中的滞留时间也存在一定的差异,与 Q 型烟粉虱相比,从 B 型烟粉虱传播到棉花叶片中 *Rickettsia* 的滞留时间至少长 5 d。Li 等(2017a)通过实验证实 *Wolbachia* 能在棉花叶片上存活 50 d 以上,并可以转移到邻近的叶片,其透射电镜(TEM)、荧光原位杂交(FISH)结果表明 *Wolbachia* 存在于棉花韧皮部

筛管中, 以及一些新的“储集”球粒中, 但 *Wolbachia* 如何从植物组织中获取营养以延续其存活, 其机制尚不明确。赵倩等 (2019) 研究发现, 双感染的土耳其斯坦叶螨可以将 *Wolbachia* 和 *Cardinium* 释放到棉花叶片的木质部、韧皮部, 两者最初检测到摄食叶片的时间为 19 d, 摄食正下方叶片为 22 d, 且检测到的时间与土耳其斯坦叶螨数量呈负相关, 但 *Wolbachia* 的相对表达量明显高于 *Cardinium*。同时, 还指出当土耳其斯坦叶螨保留在棉花叶片上时: *Wolbachia* 至少存活 47 d、*Cardinium* 至少存活 41 d; 在去除宿主昆虫的情况下: *Wolbachia* 至少存活 45 d、*Cardinium* 至少存活 41 d。Li 等 (2018) 研究发现, 麦蚜的唾液腺中的 *H. defensa* 内共生菌能通过麦蚜的口针注入植物叶片的韧皮部, 且在植物叶片中至少存活 10 d; 同时, *H. defensa* 只引起叶片的局部感染, 而不是系统感染。Pons 等 (2019) 研究发现, 共生菌 *S. symbiotica* 可以进入植物的韧皮部并在其体内移动, 且没有引起任何明显的致病症状; 同时, *S. symbiotica* 对寄主植物的生长发育具有积极影响: 与未受 *S. symbiotica* 感染的植物相比, 受感染植物的根更多、根直径更大, 为根系生长分配的能量更多, 更促进植物根系的生长。总体来说, 昆虫内共生菌的入侵可能对寄主植物带来众多未知的生物学影响, 需要今后开展进一步的研究。

3.2 共生菌由植物内向受体昆虫传播

与内共生菌由供体昆虫宿主向寄主植物的输入过程相似, 共生菌从寄主植物向受体昆虫宿主转移的效率不仅取决于内共生菌在植物中的分布、内共生菌的种类及丰度, 还取决于受体昆虫的种类、数量及环境因素等。一般来说, 当内共生菌经过取食进入到受体昆虫肠道时, 首先需要应对肠腔内的消化作用、碱性 pH 环境以及肠道其它微生物的影响, 更为重要的是, 如果内共生菌不能快速附着肠壁, 就存在被肠道蠕动代谢排出的风险 (Vallet-Gely *et al.*, 2008)。其次, 内共生菌必须穿透受体昆虫宿主围食膜基质, 侵入宿主肠道上皮细胞, 或通过细胞外空间, 进入体腔, 并在合适的昆虫组织中定殖。当然, 一旦

内共生菌刺激了昆虫宿主的免疫系统, 还需要抵抗宿主相应的免疫反应。最后, 内共生菌需要侵入昆虫宿主生殖系统内的相关组织如上皮鞘、围巢膜和滤泡上皮细胞等, 才能确保其垂直传播 (Hughes and Rasgon, 2014)。所以外源昆虫内共生菌从寄主植物向受体昆虫的成功转移, 需要克服诸多屏障。

3.3 内共生菌在昆虫与寄主植物之间水平传播的保守性

Li 等 (2017b) 比较了 *Rickettsia* 从棉花到 2 种受体烟粉虱的传播效率, 发现 B 型烟粉虱的获菌率约为 $86\% \pm 5.1\%$, Q 型烟粉虱的获菌率为 $78\% \pm 5.8\%$, 且 B 型烟粉虱获取 *Rickettsia* 的相对含量约是 Q 型烟粉虱的 2 倍, 但获取的 *Rickettsia* 在烟粉虱体内都呈“散布型”分布, 并不能将 *Rickettsia* 垂直传播给子代个体。遗传与系统发育分析表明, 供体阳性烟粉虱、棉叶、受体 B 型、Q 型烟粉虱四者体内的 *Rickettsia* 聚为一支, 同属于 *Rickettsia* 属 *Bellii* 组。Li 等 (2017a) 的研究发现, 当未携带 *Wolbachia* 的烟粉虱 (AsiaII7 型) 以受感染的植物叶片为食时, 4 d 后, 首次在阴性烟粉虱体内检测到 *Wolbachia*; 而 q-PCR 结果显示, 随着取食时间的增加, 受体雌性烟粉虱 *Wolbachia* 的相对含量显著增加, 且大多数感染了 *Wolbachia* 的烟粉虱, 可以将 *Wolbachia* 稳定地垂直传播给后代。而 *wsp* 基因的多位点序列分型和测序证实, 供体阳性烟粉虱、棉花、受体烟粉虱三者的 *Wolbachia* 序列型均为 ST388, 表现出高度的同源性与保守性。Gonella 等 (2015) 通过荧光原位杂交 (FISH) 证实, *Cardinium* 分布在叶蝉 *M. quadripunctulatus* 和 *E. vitis* 的中肠中, 且叶蝉 *S. titanus*、*M. quadripunctulatus* 及 *E. vitis* 三者的 *Cardinium* 序列一致。赵倩等 (2019) 研究指出, 经抗生素处理未感染 *Wolbachia* 和 *Cardinium* 的土耳其斯坦叶螨可以成功感染 *Wolbachia* 和 *Cardinium*, 且 *Wolbachia* 的水平传播能力高于 *Cardinium*。Li 等 (2018) 的研究也发现, 大多数未受 *H. defensa* 感染的麦蚜在持续取食受感染的植物叶片后感染了 *H. defensa*, 且 F1-F5 代表现出几乎 100% 的稳定垂

直传播。Pons 等 (2019) 最近的研究发现, *S. symbiotica* 阴性蚜虫可以从携菌的植物叶片中获取汁液和 *S. symbiotica*, *S. symbiotica* 位于蚜虫的肠道内, 并在细胞外通过蚜虫世代传递。需要提出关注的是, 在一些新的昆虫宿主中, 由共生菌诱导的表型可能与原寄主不同 (McGraw *et al.*, 2002; Sasaki *et al.*, 2002; Hornett *et al.*, 2008; Le Clec'h *et al.*, 2012)。

4 水平传播的内共生菌对受体昆虫宿主生物学特性的影响

昆虫内共生菌经过植物介导的水平传播, 往往可以跨越物种间的障碍, 使多种受体昆虫宿主获得新的内共生菌, 进而建立新的植物-内共生菌-昆虫宿主之间的共生关系, 甚至存在以新替旧、多重感染的现象, 还能够扩大宿主的生态位, 影响昆虫宿主的生物学特性 (Sintupachee *et al.*, 2006; Stahlhut *et al.*, 2010; Morrow *et al.*, 2014)。总体来讲, 内共生菌对受体昆虫的影响可以分为以下几个方面。

4.1 为昆虫宿主提供更多的营养物质

一些刺吸式口器的昆虫通过取食植物韧皮部汁液(主要以碳水化合物为主)获取的营养有限, 往往不能满足其各项生命活动的进行, 这使得宿主昆虫不得不从其它途径补充营养, 而昆虫内共生菌就在营养供应、生理代谢方面扮演着重要角色 (张焱等, 2016)。如蚜虫体内的原生共生菌 *Buchnera*, 参与超过 10 种必需氨基酸的生物合成 (Sandström and Pettersson, 1994; Hansen and Moran, 2011); 烟粉虱的原生共生菌 *Porteria*, 提供其宿主生长发育所必需的类胡萝卜素 (Sloan and Moran, 2012); 次生共生菌 *Hamiltonella*, 可为烟粉虱宿主提供不能从食物中摄取的必需辅酶因子和氨基酸 (Su *et al.*, 2015); 褐飞虱的类酵母共生菌, 可提供宿主自身难以合成的必需氨基酸和固醇类物质 (王荫长, 1994)。Lv 等 (2018) 研究也指出, 缺失 *Buchnera* 的豌豆蚜, 其蛋白质、可溶性糖及糖原含量显著减少, 中性脂肪含量显著增加。总的来

说, 昆虫内共生菌能合成宿主所需要的氨基酸、胆固醇、维生素等营养物质。

4.2 提高昆虫宿主防御寄生蜂、病毒、细菌等的的能力

越来越多的研究表明, 内共生菌在宿主防御寄生蜂及病原微生物方面具有重要作用, 但内共生菌通过什么机制来增强宿主昆虫的抵抗力目前尚不完全清楚。Asplen 等 (2014) 研究发现 *H. defensa* 可以提高宿主豌豆蚜防御阿尔蚜茧蜂 *Aphidius ervi* Haliday、黑豆蚜防御豆柄瘤蚜茧蜂寄生的能力。张焱 (2016) 也发现, *Rickettsia* 的存在, 可以显著降低桨角蚜小蜂 *Er. hayati* 对烟粉虱的取食量、寄生量及总致死量, 并在一定程度上降低该寄生蜂的适合度。当然, 内共生菌除了能改变宿主对天敌昆虫的防御能力外, 还能保护宿主免受病原微生物侵害。有研究指出, *Wolbachia* 可以增强双翅目昆虫如果蝇、致乏库蚊 *Culex quinquefasciatus* Say and Cx 及埃及伊蚊 *Aedes aegypti* L.对 RNA 病毒的抵抗能力, 提高宿主昆虫的存活率, 降低后代的病毒感染率 (Hedges *et al.*, 2008; Teixeira *et al.*, 2008; Glaser and Meola, 2010)。同样地, Hendry 等 (2014) 也发现 *Rickettsia* 可以降低因取食寄主植物而感染丁香假单胞菌 *Pseudomonas syringae* pv.的烟粉虱的死亡率, 改善丁香假单胞菌 *P. syringae* 对烟粉虱种群带来的负面影响。

4.3 增强昆虫宿主的抗逆性和抗药性

Engl 等 (2018) 研究发现, 内共生菌可以影响其昆虫宿主角质层厚度、黑色素及碳氢化合物的分布, 进而增强锯谷盗 *Oryzaephilus surinamensis* (L.)的耐旱性, 从而提高其在干燥条件下的适应性。Brumin 等 (2011) 也发现, *Rickettsia* 可以提高烟粉虱对高温环境的忍耐力。另外, 杀虫剂的抗性机理也与昆虫内共生菌密切相关, Kontsedalov 等 (2008) 研究发现, 与阴性烟粉虱相比, *Rickettsia* 阳性烟粉虱对啉虫咪、噻虫嗪、蚊蝇醚、螺甲螨酯 4 种药剂更敏感, 但对吡虫啉、丁醚脲敏感性无差异。

4.4 影响昆虫宿主的生长发育

昆虫内共生菌通常在不同世代间进行母系垂直传播,原则上这种传播方式有利于提高宿主自身的适合度(Moran and Telang, 1998)。Himler 等(2011)指出, *Rickettsia* 可以缩短 B 型烟粉虱的世代发育历期,提高其产卵量、存活率和后代雌性比。Su 等(2013)也研究发现,与阴性烟粉虱相比,感染 *Hamiltonella* 的 Q 型烟粉虱,表现出更高的产卵量、若虫存活率,而且其成虫体型更大,发育时间更短,这也为 *Hamiltonella* 在烟粉虱种群中的高流行性提供了一个合理解释。然而,并非所有的内共生菌都对宿主的发育有利,Chen 等(2000)通过对具有同一遗传背景的 *Rickettsia* 阳性与 *Rickettsia* 阴性豌豆蚜品系进行研究,发现在一定的环境条件下, *Rickettsia* 可导致豌豆蚜的体重减轻、生殖力下降;我们认为,其研究结果的代表性及其生态学机制有待深入探讨。

4.5 调控昆虫宿主的生殖方式

昆虫内共生菌作为生殖调控因子在自然界普遍存在。目前,最受关注且研究最多的是次生共生菌 *Wolbachia*, 它可以通过诱导细胞质不亲和、孤雌生殖、雌性化及杀雄等多种功能,调控宿主昆虫的生殖和发育(Clark *et al.*, 2008)。需要强调的是,除 *Wolbachia* 外,其它内共生菌也在宿主的生殖调控方面发挥着重要作用。有研究发现, *Rickettsia* 与二星瓢虫 *Adalia bipunctata* (L.)、十星瓢虫 *Adalia decempunctata* (L.) 的雌性致死有关,也可以诱导寄生蜂 *Pnigalio soemius* (Walker) 孤雌生殖(Hurst *et al.*, 1993, 1996; Giorgini *et al.*, 2010)。此外, Gotoh 等(2007)通过阳性雄虫与阴性雌性的杂交实验发现, *Cardinium* 可以诱导桑始叶螨 *Eotetranychus suginamensis* Yokoyama 后代的细胞质不亲和。

5 展望

目前,对于植物介导的昆虫内共生菌水平传播的生态学机制还处于探索阶段,在植物-内共生菌-昆虫宿主三者之间的互作关系中仍然有许

多问题尚待深入研究。如共生菌是被动地沿着供体昆虫-寄主植物-受体昆虫的路径运输,还是积极地参与这一过程? 这些相互作用有多普遍? 共生菌进入寄主植物体内会引起植物怎样的防御反应、如何影响植物的生长? 共生菌在寄主植物体内、受体昆虫体内建立新的共生关系需要什么条件? 共生菌在昆虫宿主体内是短暂停留还是稳定定殖? 如果可以稳定存留和垂直传播的,其前提条件和影响因子是什么? 发生的频率是多少? 随着我们对这种传播途径有了更深的了解,就可以从生产应用的角度出发,有目的地促进某种特定共生菌的传播,诱导植食性昆虫产生新的理想表型,达到对害虫生物防治的效果。

参考文献 (References)

- An X, Li YH, Li SJ, Guo CF, Ren SX, Qiu BL, 2015. Preliminary research on the distribution and transmission efficiency of *Rickettsia*, an endosymbiont of whitefly *Bemisia tabaci*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(1): 135–142. [安璇, 李翌茜, 李绍建, 郭长飞, 任顺祥, 邱宝利, 2015. 烟粉虱内共生菌 *Rickettsia* 在植物体内的分布及转移效率初探. 应用昆虫学报, 52(1): 135–142.]
- Ahmed MZ, De Barro PJ, Ren SX, Greeff JM, Qiu BL, 2013. Evidence for horizontal transmission of secondary endosymbionts in the *Bemisia tabaci* cryptic species complex. *PLoS ONE*, 8(1): e53084.
- Ahmed MZ, Li SJ, Xue X, Yin XJ, Ren SX, Jiggins FM, Greeff JM, Qiu BL, 2015. The intracellular bacterium *Wolbachia* uses parasitoid wasps as phoretic vectors for efficient horizontal transmission. *PLoS Pathogens*, 11(2): e1004672.
- Asplen MK, Bano N, Brady CM, Desneux N, Hopper KR, Malouines C, Oliverk KM, White JA, Heimpel GE, 2014. Specialisation of bacterial endosymbionts that protect aphids from parasitoids. *Ecological Entomology*, 39(6): 736–739.
- Baumann P, Baumann L, Lai CY, Rouhbachsh D, Moran NA, Clark MA, 1995. Genetics, physiology, and evolutionary relationships of the genus *Buchnera*: Intracellular symbionts of aphids. *Annual Review of Microbiology*, 49(1): 55–94.
- Baumann P, 2005. Biology of bacteriocyte-associated endosymbionts of plant sap-sucking insects. *Annual Review of Microbiology*, 59(1): 155–189.
- Breeuwer JAJ, Jacobs G, 1996. *Wolbachia*: Intracellular manipulators of mite reproduction. *Experimental and Applied Acarology*, 20(8): 421–434.

- Brumin M, Kontsedalov S, Ghanim M, 2011. *Rickettsia* influences thermotolerance in the whitefly *Bemisia tabaci* B biotype. *Insect Science*, 18(1): 57–66.
- Buchner P, 1965. Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms. New York: Interscience. 909.
- Bution ML, Caetano FH, Zara FJ, 2008. Contribution of the malpighian tubules for the maintenance of symbiotic microorganisms in cephalotes ants. *Micron*, 39(8): 1179–1183.
- Cardoza YJ, Klepzig KD, Raffa KF, 2006. Bacteria in oral secretions of an endophytic insect inhibit antagonistic fungi. *Ecological Entomology*, 31(6): 636–645.
- Carvalho GA, Correa AS, De Oliveira LO, Guedes RNC, 2014. Evidence of horizontal transmission of primary and secondary endosymbionts between maize and rice weevils (*Sitophilus zeamais* and *Sitophilus oryzae*) and the parasitoid *Theocolax elegans*. *Journal of Stored Products Research*, 59: 61–65.
- Caspi-Fluger A, Inbar M, Mozes-Daube N, Katzir N, Portnoy V, Belausov E, Hunter MS, Zchori-Fein E, 2012. Horizontal transmission of the insect symbiont *Rickettsia* is plant-mediated. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 279(1734): 1791–1796.
- Chen DQ, Montllor CB, Purcell AH, 2000. Fitness effects of two facultative endosymbiotic bacteria on the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, and the blue alfalfa aphid, *A. kondoi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95(3): 315–323.
- Chen DQ, Purcell AH, 1997. Occurrence and transmission of facultative endosymbionts in aphids. *Current Microbiology*, 34(4): 220–225.
- Chiel E, Zchori-Fein E, Inbar M, Gottlieb Y, Adachi-Hagimori T, Kelly SE, Asplen MK, Hunter MS, 2009. Almost there: Transmission routes of bacterial symbionts between trophic levels. *PLoS ONE*, 4(3): e4767.
- Clark ME, Bailey-Jourdain C, Ferree PM, England SJ, Sullivan W, Windsor DM, Werren JH, 2008. *Wolbachia* modification of sperm does not always require residence within developing sperm. *Heredity*, 101(5): 420–428.
- Douglas AE, 1989. Mycetocyte symbiosis in insects. *Biological Reviews*, 64(4): 409–434.
- Douglas AE, 1996. Reproductive failure and the free amino acid pools in pea aphids (*Acyrtosiphon pisum*) lacking symbiotic bacteria. *Journal of Insect Physiology*, 42(3): 247–255.
- Duron O, Wilkes TE, Hurst GDD, 2010. Interspecific transmission of a male-killing bacterium on an ecological timescale. *Ecology Letters*, 13(9): 1139–1148.
- Engl T, Eberl N, Gorse C, Kruger T, Schmidt T, Plarre R, Adler C, Kaltenpoth M, 2018. Ancient symbiosis confers desiccation resistance to stored grain pest beetles. *Molecular Ecology*, 27(8): 2095–2108.
- Ewald PW, 1987. Transmission modes and evolution of the parasitism-mutualism continuum. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 503(1): 295–306.
- Feldhaar H, 2011. Bacterial symbionts as mediators of ecologically important traits of insect hosts. *Ecological Entomology*, 36(5): 533–543.
- Frago E, Dicke M, Godfray HCJ, 2012. Insect symbionts as hidden players in insect-plant interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(12): 705–711.
- Frydman HM, Li JM, Robson DN, Wieschaus E, 2006. Somatic stem cell niche tropism in *Wolbachia*. *Nature*, 441(7092): 509–512.
- Fukatsu T, Tsuchida T, Nikoh N, Koga R, 2001. *Spiroplasma* symbiont of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Insecta: homoptera). *Applied and Environmental Microbiology*, 67(3): 1284–1291.
- Gan BY, Zhou WG, Feng LB, Shen DL, Li CB, 2002. Infection of *Wolbachia* in three planthopper species in China. *Acta Entomologica Sinica*, 45(1): 14–17. [甘波谊, 周伟国, 冯丽冰, 沈大棱, 李昌本, 2002. 沃尔巴克氏体在中国三种稻飞虱中的感染. 昆虫学报, 45(1): 14–17.]
- Gehrer L, Vorburger C, 2012. Parasitoids as vectors of facultative bacterial endosymbionts in aphids. *Biology Letters*, 8(4): 613–615.
- Giorgini M, Bernardo U, Monti MM, Nappo AG, Gebiola M, 2010. *Rickettsia* symbionts cause parthenogenetic reproduction in the parasitoid wasp *Pnigalio soemius* (Hymenoptera: Eulophidae). *Applied and Environmental Microbiology*, 76(8): 2589–2599.
- Glaser RL, Meola MA, 2010. The native *Wolbachia* endosymbionts of *Drosophila melanogaster* and *Culex quinquefasciatus* increase host resistance to west nile virus infection. *PLoS ONE*, 5(8): e11977.
- Gonella E, Crotti E, Rizzi A, Mandrioli M, Favia G, Daffonchio D, Alma A, 2012. Horizontal transmission of the symbiotic bacterium *Asaia* sp. in the leafhopper *Scaphoideus titanus* Ball (Hemiptera: Cicadellidae). *BMC Microbiology*, 12 (Suppl. 1): S4.
- Gonella E, Pajoro M, Marzorati M, Crotti E, Mandrioli M, Pontini M, Bulgari D, Negri I, Sacchi L, Chouaia B, Daffonchio D, Alma A, 2015. Plant-mediated interspecific horizontal transmission of an intracellular symbiont in insects. *Scientific Reports*, 5: 15811.
- Gotoh T, Noda H, Ito S, 2007. *Cardinium* symbionts cause

- cytoplasmic incompatibility in spider mites. *Heredity*, 98(1): 13–20.
- Gottlieb Y, Ghanim M, Gueguen G, Kontsedalov S, Vavre F, Fleury F, Zchori-Fein E, 2008. Inherited intracellular ecosystem: Symbiotic bacteria share bacteriocytes in whiteflies. *FASEB Journal*, 22(7): 2591–2599.
- Hansen AK, Moran NA, 2011. Aphid genome expression reveals host-symbiont cooperation in the production of amino acids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(7): 2849–2854.
- Heath BD, Butcher RD, Whitfield WG, Hubbard SF, 1999. Horizontal transfer of *Wolbachia* between phylogenetically distant insect species by a naturally occurring mechanism. *Current Biology*, 9(6): 313–316.
- Hedges LM, Brownlie JC, O' Neill SL, Johnson KN, 2008. *Wolbachia* and virus protection in insects. *Science*, 322 (5902): 702.
- Hendry TA, Hunter MS, Baltrus DA, 2014. The facultative symbiont *Rickettsia* protects an invasive whitefly against entomopathogenic *Pseudomonas syringae* strains. *Applied and Environmental Microbiology*, 80(23): 7161–7168.
- Hertig M, Wolbach SB, 1924. Studies on *Rickettsia*-like micro-organisms in insects. *The Journal of Medical Research*, 44(3): 329–374.
- 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.
- Hogenhout SA, Ammar ED, Whitfield AE, Redinbaugh MG, 2008. Insect vector interactions with persistently transmitted viruses. *Annual Review of Phytopathology*, 46(1): 327–359.
- Horrett EA, Duploux AMR, Davies N, Roderick GK, Wedell N, Hurst GDD, Charlat S, 2008. You can't keep a good parasite down: Evolution of a male-killer suppressor uncovers cytoplasmic incompatibility. *Evolution*, 62(5): 1258–1263.
- Hughes GL, Rasgon JL, 2014. Transinfection: A method to investigate *Wolbachia*-host interactions and control arthropod-borne disease. *Insect Molecular Biology*, 23(2): 141–151.
- Huigens ME, Luck RF, Klaassen RHG, Maas MFPM, Timmermans MJTN, Stouthamer R, 2000. Infectious parthenogenesis. *Nature*, 405(6783): 178–179.
- Hurst GDD, Majerus MEN, Walker LE, 1993. The importance of cytoplasmic male killing elements in natural populations of the two spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Linnaeus) (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 49(2): 195–202.
- Hurst GDD, Walker LE, Majerus MEN, 1996. Bacterial infections of hemocytes associated with the maternally inherited male-killing trait in British populations of the two spot ladybird, *Adalia bipunctata*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 68(3): 286–292.
- 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.
- Lanham UN, 1968. The blochmann bodies: Hereditary intracellular symbionts of insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 43(3): 269–286.
- Le Clec'h W, Braquart-Varnier C, Raimond M, Ferdy JB, Bouchon D, Sicard M, 2012. High virulence of *Wolbachia* after host switching: When autophagy hurts. *PLoS Pathogens*, 8(8): e1002844.
- Li Q, Fan J, Sun J, Wang MQ, Chen J, 2018. Plant-mediated horizontal transmission of *Hamiltonella defensa* in the wheat aphid *Sitobion miscanthi*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 6(51): 13367–13377.
- Li Q, Fan J, Sun JR, Wang MQ, Francis F, Chen JL, 2016. Research progress in the interactions among the plants, insects and endosymbionts. *Journal of Plant Protection*, 43(6): 881–891. [李迁, 范佳, 孙京瑞, 王满园, Frederic Francis, 陈巨莲, 2016. 昆虫内共生菌-昆虫-植物互作关系研究进展. 植物保护学报, 43(6): 881–891.]
- Li SJ, Ahmed MZ, Lv N, Shi PQ, Wang XM, Huang JL, Qiu BL, 2017a. Plant-mediated horizontal transmission of *Wolbachia* between whiteflies. *The ISME Journal*, 11(4): 1019–1028.
- Li YH, Ahmed MZ, Li SJ, Lv N, Shi PQ, Chen XS, Qiu BL, 2017b. Plant-mediated horizontal transmission of *Rickettsia* endosymbiont between different whitefly species. *FEMS Microbiology Ecology*, 93(12): fix138.
- Liu Y, Li Y, Peng J, Chen XY, Fan ZY, Qiu BL, 2019. Effects of the *Rickettsia* endosymbiont on the host preferences and parasitism rate of *Encarsia formosa*, a parasitoid of the whitefly *Bemisia tabaci*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(6): 1340–1346. [刘媛, 栗颖, 彭晶, 陈心怡, 凡泽云, 邱宝利, 2019. 次生共生菌 *Rickettsia* 对丽蚜小蜂寄主选择潜能的影响. 应用昆虫学报, 56(6): 1340–1346.]
- Lopez-Madrigal S, Latorre A, Moya A, Gil R, 2015. The link between independent acquisition of intracellular gamma-endosymbionts and concerted evolution in *Tremblaya princeps*.

- Frontiers in Microbiology*, 6: 642.
- Lu YH, 2015. Distribution transmission and function of *Rickettsia* in *Eretmocerus* Hayati. Master dissertation. Zhejiang: Zhejiang University. [陆玉恒, 2015. 海氏梨角蚜小蜂共生菌 *Rickettsia* 的体内分布、传播和功能研究. 硕士学位论文. 浙江: 浙江大学.]
- Lukasik P, Guo HF, Van Asch M, Henry LM, Godfray HCJ, Ferrari J, 2015. Horizontal transfer of facultative endosymbionts is limited by host relatedness. *Evolution*, 69(10): 2757–2766.
- Lv N, Wang L, Sang W, Liu CZ, Qiu, BL, 2018. Effects of endosymbiont disruption on the nutritional dynamics of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Insects*, 9(4): 161–171.
- Macaluso KR, Pornwiroon W, Popov VL, Foil LD, 2008. Identification of *Rickettsia felis* in the salivary glands of cat fleas. *Vector Borne and Zoonotic Diseases*, 8(3): 391–396.
- Markham PG, 1983. *Spiroplasmas* in leafhoppers: A review. *The Yale Journal of Biology and Medicine*, 56(5/6): 745–751.
- McGraw EA, Merritt DJ, Droller JN, O'Neill SL, 2002. *Wolbachia* density and virulence attenuation after transfer into a novel host. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(5): 2918–2923.
- Moran NA, Dunbar HE, 2006. Sexual acquisition of beneficial symbionts in aphids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(34): 12803–12806.
- Moran NA, Mccutcheon JP, Nakabachi A, 2008. Genomics and evolution of heritable bacterial symbionts. *Annual Review of Genetics*, 42(1): 165–190.
- Moran NA, Telang A, 1998. Bacteriocyte-associated symbionts of insects. *BioScience*, 48(4): 295–304.
- Moret Y, Juchault P, Rigaud T, 2001. *Wolbachia*, endosymbiont responsible for cytoplasmic incompatibility in a terrestrial crustacean: Effects in natural and foreign hosts. *Heredity*, 86(3): 325–332.
- Morrow JL, Frommer M, Shearman DCA, Riegler M, 2014. Tropical tephritid fruit fly community with high incidence of shared *Wolbachia* strains as platform for horizontal transmission of endosymbionts. *Environmental Microbiology*, 16(12): 3622–3637.
- Morrow JL, Hall AAG, Riegler M, 2017. Symbionts in waiting: The dynamics of incipient endosymbiont complementation and replacement in minimal bacterial communities of psyllids. *Microbiome*, 5(1): 58–81.
- Oliver KM, Degnan PH, Hunter MS, Moran NA, 2009. Bacteriophages encode factors required for protection in a symbiotic mutualism. *Science*, 325(5943): 992–994.
- Pan HP, Zhang YH, 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 *Rickettsia* 的研究进展. 昆虫学报, 55(9): 1103–1108.]
- Pieterse CMJ, Vander Does D, Zamioudis C, Leon-Reyes A, Van Wees SCM, 2012. Hormonal modulation of plant immunity. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 28(1): 489–521.
- Pons I, Renoz F, Noël C, Hance T, 2019. Circulation of the cultivable symbiont *Serratia symbiotica* in aphids is mediated by plants. *Frontiers in Microbiology*, 10: 764.
- Purcell AH, Suslow KG, Klein M, 1994. Transmission via plants of an insect pathogenic bacterium that does not multiply or move in plants. *Microbial Ecology*, 27(1): 19–26.
- Rigaud T, Juchault P, 1995. Success and failure of horizontal transfers of feminizing *Wolbachia* endosymbionts in woodlice. *Journal of Evolutionary Biology*, 8(2): 249–255.
- Russell CW, Poliakov A, Haribal M, Jander G, Van Wijk KJ, Douglas AE, 2014. Matching the supply of bacterial nutrients to the nutritional demand of the animal host. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1791): 20141163.
- Santos-Garcia D, Farnier PA, Beitia F, Zchori-Fein E, Vavre F, Mouton L, Moya A, Latorre A, Silva FJ, 2012. Complete genome sequence of “*Candidatus portiera aleyrodidarum*” BT-QVLC, an obligate symbiont that supplies amino acids and carotenoids to *Bemisia tabaci*. *Journal of Bacteriology*, 194(23): 6654–6655.
- Sandström J, Pettersson J, 1994. Amino acid composition of phloem sap and the relation to intraspecific variation in pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) performance. *Journal of Insect Physiology*, 40(11): 947–955.
- Sasaki T, Kubo T, Ishikawa H, 2002. Interspecific transfer of *Wolbachia* between two lepidopteran insects expressing cytoplasmic incompatibility: A *Wolbachia* variant naturally infecting *Cadra cautella* causes male killing in *Ephestia kuehniella*. *Genetics*, 162(3): 1313–1319.
- Sintupachee S, Milne JR, Poonchaisri S, Baimai V, Kittayapong P, 2006. Closely related *Wolbachia* strains within the pumpkin arthropod community and the potential for horizontal transmission via the plant. *Microbial Ecology*, 51(3): 294–301.
- Sloan DB, Moran NA, 2012. Endosymbiotic bacteria as a source of carotenoids in whiteflies. *Biology Letters*, 8(6): 986–989.
- Stahlhut JK, Desjardins CA, Clark ME, Baldo L, Russell JA, Werren JH, Jaenike J, 2010. The mushroom habitat as an ecological arena for global exchange of *Wolbachia*. *Molecular Ecology*, 19(9): 1940–1952.

- Su Q, Oliver K, Xie W, Qing JW, Wang SL, Zhang YJ, 2015. The whitefly associated facultative symbiont *Hamiltonella defensa* suppresses induced plant defences in tomato. *Functional Ecology*, 29(8): 1007–1018.
- Sun XX, Shi PQ, Xu WM, Qin ZQ, Ren SX, Qiu BL, 2016. Endosymbiont detection and phylogeny of *Wolbachia* in *Diaphorina citri* and *Dialeurodes citri*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(4): 772–781. [孙秀新, 师沛琼, 许伟明, 覃振强, 任顺祥, 邱宝利, 2016. 华南地区柑橘木虱与柑橘粉虱内共生菌检测及其 *Wolbachia* 共生菌的系统发育关系分析. 应用昆虫学报, 53(4): 772–781.]
- Tan ZJ, Xiao QM, Xie BY, Yang YH, Feng LX, 2005. A review on endosymbionts in insects. *Microbiology China*, 32(4): 140–143. [谭周进, 肖启明, 谢丙炎, 杨宇红, 冯兰香, 2005. 昆虫内共生菌研究概况. 微生物学通报, 32(4): 140–143.]
- Tang XT, Cai L, Shen Y, Du YZ, 2018. Diversity and evolution of the endosymbionts of *Bemisia tabaci* in China. *Peer J.*, 6: e5516.
- Teixeira L, Ferreira A, Ashburner M, 2008. The bacterial symbiont *Wolbachia* induces resistance to RNA viral infections in *Drosophila melanogaster*. *PLoS Biology*, 6(12): e1000002.
- Vallet-Gely I, Lemaitre B, Boccard F, 2008. Bacterial strategies to overcome insect defences. *Nature Reviews Microbiology*, 6(4): 302–313.
- Vavre F, Allemand R, Fleury F, Fouillet P, Bouletreau M, 1999. A new cytoplasmic incompatibility type due to *Wolbachia* in haplodiploid insects. *Annales de la Societe Entomologique de France*, 35(Suppl.): 133–135.
- Vavre F, Fleury F, Varaldi J, Fouillet P, Boulétreau M, 2002. Infection polymorphism and cytoplasmic incompatibility in Hymenoptera-*Wolbachia* associations. *Heredity*, 88(5): 361–365.
- Wang YC, 1994. Insect Physiology and Biochemistry. Beijing: China Agriculture Press. 51–53. [王荫长, 1994. 昆虫生理生化学. 北京: 中国农业出版社. 51–53.]
- Werren JH, Baldo L, Clark ME, 2008. *Wolbachia*: Master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology*, 6(10): 741–751.
- Yang YT, Guo JY, Long CY, Liu H, Wan FH, 2014. Advances in endosymbionts and their functions in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 57(1): 111–122. [杨义婷, 郭建洋, 龙楚云, 刘怀, 万方浩, 2014. 昆虫内共生菌及其功能研究进展. 昆虫学报, 57(1): 111–122.]
- Yin XJ, Sun XX, Ahmed MZ, Ren SX, Qiu BL, 2015. The phylogeny of south China populations of *Bemisia tabaci* and *Encarsia* parasitoid wasps in relation to infection with the *Cardinium* endosymbiont. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(4): 1014–1022. [尹祥杰, 孙秀新, Muhammad Z Ahmed, 任顺祥, 邱宝利, 2015. 南方部分地区烟粉虱及其寄生蜂内共生菌 *Cardinium* 的检测及其系统发育关系. 应用昆虫学报, 52(4): 1014–1022.]
- 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.
- Zhao Q, Liu KY, Zhang YN, Zhao YY, 2019. Comparison of plant-mediated horizontal transmission of *Wolbachia* and *Cardinium* in *Tetranychus turkestani*. *Journal of Shihezi University (Natural Science)*, 37(4): 427–434. [赵倩, 刘凯扬, 张燕娜, 赵伊英, 2019. 植物介导的土耳其斯坦叶螨内共生菌 *Wolbachia* 和 *Cardinium* 水平传播的比较. 石河子大学学报(自然科学版), 37(4): 427–434.]
- 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 J, Zhang YB, Xue YT, Liu H, Zhang GF, Wan FH, 2017. Research advances on a secondary endosymbiont *Rickettsia* in insect. *Journal of Environmental Entomology*, 39(2): 431–443. [张婧, 张毅波, 薛延韬, 刘怀, 张桂芬, 万方浩, 2017. 昆虫次生内共生菌 *Rickettsia* 研究进展. 环境昆虫学报, 39(2): 431–443.]
- Zhang Y, 2016. The diversity of predominant endosymbionts of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Gennadaius) 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.]
- Zhang Y, Zhang YB, Zhang J, Guo JY, Liu H, Wang FH, 2016. Advances of the secondary endosymbionts in sap-feeding insects. *Journal Biosafety*, 25(2): 92–98. [张焱, 张毅波, 张婧, 郭建洋, 郭建英, 刘怀, 万方浩, 2016. 刺吸式昆虫次生内共生菌的研究进展. 生物安全学报, 25(2): 92–98.]
- Zug R, Hammerstein P, 2012. Still a host of hosts for *Wolbachia*: Analysis of recent data suggests that 40% of terrestrial arthropod species are infected. *PLoS ONE*, 7(6): e38544.