

昆虫共生细菌 *Rickettsia* 的研究进展

潘慧鹏, 张友军*

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要: *Rickettsia* 是传播和引起人类与其他脊椎动物疾病的胞内共生菌。引起脊椎动物疾病的这些 *Rickettsia*, 其部分生活史是在节肢动物体内完成的; 而另外许多 *Rickettsia*, 其整个生活史都是在宿主节肢动物体内完成。为了叙述方便, 把前者称为脊椎动物 *Rickettsia*, 后者称为节肢动物 *Rickettsia*。过去的研究主要集中在医学上具有重大意义的脊椎动物 *Rickettsia*, 而关于节肢动物 *Rickettsia* 的生物学特性等研究则相对较少。近年来, 研究者们加大了对昆虫 *Rickettsia* 的研究, 发现昆虫 *Rickettsia* 广泛分布于昆虫中, 且有两种存在形式。其可以通过垂直卵传的方式在世代间传递, 也可以通过寄生蜂和寄主植物达到在昆虫之间传播的目的。昆虫 *Rickettsia* 可通过诱导孤雌生殖、诱导杀雄等方式影响宿主的生殖行为。其对不同宿主昆虫可产生对宿主有利或有害的作用; 可增强宿主昆虫抵御高温和寄生蜂的能力, 与宿主昆虫对药剂的敏感性相关。最后, 昆虫 *Rickettsia* 具有一个简化的基因组, 且存在进一步减小的可能性。

关键词: 立克次体属; 昆虫; 胞内共生菌; 分布; 传播; 功能; 基因组

中图分类号: Q965.8 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2012)09-1103-06

Progress in the insect symbiont *Rickettsia*

PAN Hui-Peng, ZHANG You-Jun* (Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: *Rickettsia* species are intracellular symbionts of eukaryotes that are well known for infecting and causing serious diseases in humans and other vertebrates. All known vertebrate associated *Rickettsia* bacteria are vectored by arthropods as part of their life-cycle, and many other *Rickettsia* species are found exclusively in arthropods without any secondary host. For convenience, we refer to the former as vertebrate *Rickettsia* and the latter as arthropod *Rickettsia*. Previous research efforts mainly focused on medically important vertebrate *Rickettsia*. The biological studies of arthropod *Rickettsia* were limited. In recent years, more efforts have been made on the insect symbiont *Rickettsia* and considerable achievements have been obtained. The insect symbiont *Rickettsia* is distributed among insects, and two different localization patterns exist in the same insect species. It can transmit vertically through eggs, and horizontally through parasitic wasps and host plants. It can influence the host reproduction by male-killing and parthenogenesis. It has beneficial or detrimental effects on its hosts and can increase the tolerance of its hosts to high temperature and parasitic wasps, and is correlated with its hosts' susceptibility to insecticides. The insect symbiont *Rickettsia* has a reduced genome and might undergo considerable further reduction.

Key words: *Rickettsia*; insect; intracellular symbiont; distribution; transmission; function; genome

Rickettsia 属于变形细菌纲 (Proteobacteria) 的 α 亚群立克次氏体科 (Rickettsiaceae) 的兼性真核细胞内共生菌。大约 1.5 亿年前, *Rickettsia* 开始分化为两支, 一支主要感染节肢动物, 另一支感染原生生物、其他真核生物和节肢动物 (Perlman *et al.*, 2006)。从系统发育角度看, *Rickettsia* 属于紫细菌

Rhodopseudomonas viridis 的 α 组群。它们是革兰氏阴性菌且无孢子形成, 能够引起脊椎动物疾病如斑疹伤寒症和落基山斑疹热等, 也是吸食血液的节肢动物专性细胞内共生菌 (Perlman *et al.*, 2006)。

引起脊椎动物疾病的这些 *Rickettsia*, 其部分生活史是在节肢动物体内完成的, 而另外许多

基金项目: 国家“973”计划项目(2012CB017359); 蔬菜有害生物控制与优质栽培北京市重点实验室资助项目

作者简介: 潘慧鹏, 男, 1984 年 6 月生, 山东菏泽人, 博士, 从事入侵生物学研究, E-mail: hppan0623@sina.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zhangyj@mail.caas.net.cn

收稿日期 Received: 2012-07-08; 接受日期 Accepted: 2012-09-11

Rickettsia, 其整个生活史则全部在节肢动物体内完成。为了叙述方便, 把前者称为脊椎动物 *Rickettsia*, 后者称为节肢动物 *Rickettsia* (Weinert *et al.*, 2009)。过去人们对脊椎动物 *Rickettsia* 进行了大量深入的研究 (Reeve *et al.*, 2006; Fournier *et al.*, 2006; Fujita *et al.*, 2006; Azad, 2007), 而对节肢动物 *Rickettsia* 的研究则相对较少。研究节肢动物 *Rickettsia* 对于阐明脊椎动物 *Rickettsia* 的致病性、传播方式和毒力机制等都有很大帮助。近年来, 随着对节肢动物 *Rickettsia* 研究的不断深入, 在很多方面都取得了重要进展, 有必要对研究成果进行系统的总结。本文综述了昆虫 *Rickettsia* 的分布、传播方式、功能及其基因组进化, 并讨论了将来的研究方向。

1 *Rickettsia* 的分布

Rickettsia 在自然界中的分布非常广泛。寄主包括脊椎动物、节肢动物、环节动物、变形虫、纤毛虫、水螅纲动物以及植物。不同种群中 *Rickettsia* 感染个体比例存在差异, 以烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 为例: Chiel 等 (2007) 对以色列田间烟粉虱种群的共生菌研究后发现, *Rickettsia* 在 B 型和 Q 型烟粉虱内都有分布, 且在不同地理种群的烟粉虱种群中感染率都比较高。对采自我国大部分省份的 B 型和 Q 型烟粉虱田间种群检测后发现, *Rickettsia* 在 B 型烟粉虱种群中的感染率 (64.3%) 显著高于在 Q 型烟粉虱种群中的感染率 (7.2%) (Pan *et al.*, 2012)。在山东省的田间 B 型烟粉虱种群中 *Rickettsia* 的感染率为 70.2%, Q 型烟粉虱种群中 *Rickettsia* 的感染率为 4.1%。塞浦路斯的田间 Q 型烟粉虱种群中 *Rickettsia* 的感染率为 90.4% (Chu *et al.*, 2011)。希腊的田间 Q 型烟粉虱种群中没有检测到 *Rickettsia* 的感染 (Tsagkarakou *et al.*, 2012)。突尼斯的田间 B 型烟粉虱种群中 *Rickettsia* 的感染率约为 25.0%, 而在 Q 型烟粉虱种群中没有检测到 (Gorsane *et al.*, 2011)。印度洋的 La Re' union 岛 Ms 型烟粉虱种群中 *Rickettsia* 的感染率为 3.3%, B 型烟粉虱种群中 *Rickettsia* 的感染率为 91.2% (Thierry *et al.*, 2011)。所以, *Rickettsia* 在不同国家发生的不同生物型的烟粉虱种群中的感染率不同。另外, 在蚜虫 *Acyrtosiphon pisum* (Harris) 自然种群中, *Rickettsia* 也具有比较高的感染率, 如: 在美国加州的蚜虫中 *Rickettsia* 的感染率为 48% (Chen

et al., 1996); 在法国, 寄生在豌豆上的蚜虫中有 30%~37% 感染了 *Rickettsia* (Simon *et al.*, 2003)。

Sakurai 等 (2005) 应用荧光原位杂交 (fluorescence *in situ* hybridization, FISH) 技术, 用 *Rickettsia* 特异探针检测豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 体内的 *Rickettsia*, 发现 *Rickettsia* 存在于豌豆蚜体内的含菌细胞和鞘状细胞。最近, 应用 FISH 技术检测烟粉虱体内的 *Rickettsia*, 发现在不同生物型的烟粉虱体内, *Rickettsia* 有两种存在形式, 分别被称作“集中型” (confined pattern) 和“分散型” (scattered pattern): “集中型”指 *Rickettsia* 存在于菌胞内部; “分散型”指 *Rickettsia* 除了存在于菌胞内部, 在肠道和卵泡细胞周围以及血淋巴中也有分布 (Gottlieb *et al.*, 2008; Caspi-Fluger *et al.*, 2011)。

2 *Rickettsia* 的传播方式

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 等 (2008) 应用 FISH 技术检测发现, *Rickettsia* 在不同发育阶段的 B 型烟粉虱体内均有分布, 说明 *Rickettsia* 在烟粉虱世代间垂直传播。另外, Gueguen 等 (2010) 对 B 型、Q1 型、Q2 型和 Q3 型 4 种生物型的烟粉虱研究后发现, *Rickettsia* 仅感染 B 型和 Q2 型烟粉虱, 且 B 型和 Q2 型烟粉虱中的 *Rickettsia* 16S rDNA 基因序列完全相同, 表明为同一个种。而在 Q1 型和 Q3 型烟粉虱中未检测到 *Rickettsia*。由于 B 型和 Q2 型烟粉虱在 500 万年前就开始分化, 中间被未感染 *Rickettsia* 的 Q3 型烟粉虱隔离, 那么 *Rickettsia* 很可能在 B 型和 Q2 生物型烟粉虱间水平传播。另外, 研究发现, *Rickettsia* 可通过寄生蜂与烟粉虱之间的寄生作用实现其在不同营养水平昆虫之间的水平传播 (Chiel *et al.*, 2009)。最新的研究表明, *Rickettsia* 可通过寄主植物达到在烟粉虱之间传播的目的 (Caspi-Fluger *et al.*, 2012), 体内未感染 *Rickettsia* 的烟粉虱通过取食体内感染 *Rickettsia* 的烟粉虱取食后的植物而获取 *Rickettsia*。可能是因为这项研究中, 在烟粉虱体内 *Rickettsia* 是以“分散型”的形式存在于体内, 通过取食植物, 烟粉虱可以把 *Rickettsia* 传播到植物韧皮部中, 而后, 未携带 *Rickettsia* 的烟粉虱通过取食韧皮部汁液而获取 *Rickettsia*。所以, 如果在烟粉虱体内 *Rickettsia* 是以“集中型”的形式存在于体内, 其可能就不可以通过寄主植物达到在烟粉虱之间传播的目的。

3 *Rickettsia* 的功能

Rickettsia 与宿主昆虫的生殖调控相关。通常在不同世代间严格垂直传播的共生菌以有利于它们自身传播的方式调控宿主生殖(O'Neill *et al.*, 1997), 提高宿主的适合度(Moran and Telang, 1998)。到目前为止, 最受关注且研究最多的参与宿主生殖调控的内共生菌是 *Wolbachia*。而 *Rickettsia* 与 *Wolbachia* 的 16S rDNA 有 86% 的相似性(Perlman *et al.*, 2006), 两者都可以通过诱导杀雄、诱导孤雌生殖等影响宿主的生殖行为。最近的研究发现, *Rickettsia* 对宿主昆虫的适合度有影响(Chen *et al.*, 2000; Sakurai *et al.*, 2005; Chiel *et al.*, 2009; Himler *et al.*, 2011), 也可影响宿主昆虫抵御环境的能力(Oliver *et al.*, 2003; Brumin *et al.*, 2011)。

3.1 诱导杀雄

研究发现 *Rickettsia* 参与调控其宿主二星瓢虫 *Adalia bipunctata* 的生殖, 其与二星瓢虫的雄性胚胎致死有关(Hurst *et al.*, 1993, 1996; Lawson *et al.*, 2001)。Schulenburg 等(2001)在十星瓢虫 *Adalia decempunctata* 体内也发现了具有杀雄作用的 *Rickettsia*, 对上述两种瓢虫的 *Rickettsia* 16S rDNA 分析后发现二者的 *Rickettsia* 具有同一起来源。在日本瓢虫 *Propylea japonica* 中 *Rickettsia* 也具有杀雄作用, 感染 *Rickettsia* 的日本瓢虫后代雌虫的比例显著的高于雄虫(Majerus and Majerus, 2010)。*Rickettsia* 感染也与吉丁虫 *Brachys tessellatus* 的雄性胚胎致死有关, 用四环素处理吉丁虫, 可以增加其雄性胚胎的孵化和存活的数量(Werren *et al.*, 1994)。

3.2 诱导孤雌生殖

Giorgini 等(2010)研究表明, *Rickettsia* 与寄生蜂 *Pnigalio soemius* 的孤雌生殖有关, 含有 *Rickettsia* 的寄生蜂仅产生雌虫后代, 抗生素处理消除 *Rickettsia* 后, 寄生蜂的后代几乎全部为雄虫。Hagimori 等(2006)报道了在营孤雌生殖的丽潜蝇姬小蜂 *Neochrysocharis formosa* 种群中, 超过 99.5% 的雌性个体感染了 *Rickettsia*。用四环素处理后产生了未感染 *Rickettsia* 的雄性后代, 表明 *Rickettsia* 是丽潜蝇姬小蜂形成孤雌生殖的原因(Adachi-Hagimori *et al.*, 2008)。书虱 *Liposcelis bostrychophila* 体内也含有 *Rickettsia*, 利福平处理后, 消除了书虱体内的 *Rickettsia*, 导致其卵孵化速率、后代数量及后代存活率的大幅降低(Yusuf and Turner, 2004)。但目前

还不能确定 *Rickettsia* 是导致书虱孤雌生殖的原因, 因为抗生素处理后, 没有产生具有生殖能力的雄性后代了, 推测 *Rickettsia* 可能在书虱产卵或者卵的成熟过程中发挥作用(Yusuf and Turner, 2004)。

3.3 影响宿主昆虫的适合度

3.3.1 降低宿主昆虫的适合度: Chen 等(2000)通过转染血淋巴获得具有同一遗传背景感染 *Rickettsia* 和未感染 *Rickettsia* 的两个豌豆蚜品系。对这两个豌豆蚜品系研究后发现, 在一定的环境条件下, 感染 *Rickettsia* 可降低宿主蚜虫的适合度, 致使宿主的体重减轻、产雌力下降。对利用抗生素处理获得的具有同一遗传背景的两个蚜虫品系研究后, 同样发现了感染 *Rickettsia* 的豌豆蚜体重减轻、产雌力下降。所以, 在实验室条件下, 感染 *Rickettsia* 对宿主蚜虫具有明显的副作用(Sakurai *et al.*, 2005)。

3.3.2 提高宿主昆虫的适合度: 理论上营垂直传播的共生菌用有利于它们自身传播的方法提高宿主昆虫适合度(Moran and Telang, 1998)。对感染 *Rickettsia* 和未感染 *Rickettsia* 的两个 B 型烟粉虱种群的生物学特性研究后发现, 感染 *Rickettsia* 的烟粉虱在卵至成虫的阶段发育速度快(Chiel *et al.*, 2009)。最新的研究发现, *Rickettsia* 的感染可以提高宿主 B 型烟粉虱的产卵量、存活率及后代雌虫的比例, 缩短发育历期(Himler *et al.*, 2011)。

3.4 影响宿主昆虫抵御环境的能力

Brumin 等(2011)研究表明, *Rickettsia* 可以提高宿主烟粉虱对高温的忍耐力。正常条件下, *Rickettsia* 通过诱导表达烟粉虱体内与耐热相关的基因达到耐受高温的目的;而高温条件下, 烟粉虱体内 *Rickettsia* 数量降低, 间接地达到耐受高温的目的。同样, *Rickettsia* 也可以提高宿主豌豆蚜对高温的忍耐力(Montllor *et al.*, 2002)。其次, Oliver 等(2003)的研究发现 *Rickettsia* 具有提高宿主豌豆蚜抵御寄生蜂的能力。另外, Kontsedalov 等(2008)比较了感染 *Rickettsia* 和未感染 *Rickettsia* 的两个具有同一遗传背景的单雌系 B 型烟粉虱种群对吡虫啉、啶虫脒、噻虫嗪、蚊蝇醚、螺甲螨酯和丁醚脲等 6 种药剂的敏感性差异。结果表明, 感染 *Rickettsia* 的 B 型烟粉虱种群对啶虫脒、噻虫嗪、蚊蝇醚、螺甲螨酯等 4 种药剂更敏感, 对另外两种药剂敏感性没有差别。Ghanim 和 Kontsedalov(2009)比较了 3 个具有同一遗传背景且体内具有不同内共生菌组成的 Q 型烟粉虱种群对上述 6 种药剂的敏感性差异, 结

果表明双重感染内共生菌的 Q 型烟粉虱种群,特别是体内 *Rickettsia* 数量大的种群对啉虫咪、噻虫嗪、蚊蝇醚、螺甲螨酯 4 种药剂更为敏感。这两项研究表明, *Rickettsia* 影响了宿主烟粉虱的抗药性。那么,烟粉虱种群是否感染 *Rickettsia* 是其抗性监测中需要考虑到因素,对于了解烟粉虱的抗性动态、在农业系统中共生菌与害虫的关系有帮助。

4 *Rickettsia* 的基因组进化

历史上,根据血清学实验的特征将 *Rickettsia* 分为 3 个主要的组群,分别被称为“斑疹伤寒症组群”、“斑疹热组群”和“恙虫病组群”。后来随着 DNA 测序技术的发展,把“恙虫病组群”分到了与 *Rickettsia* 相近的 *Orientia* 属(Tamura *et al.*, 1995)。

恙虫病东方体 *Orientia tsutsugamushi* 基因组是研究 *Rickettsia* 演变进化的最佳参照。它是目前发现的 Rickettsiaceae 中基因组最大的种,为 2.1 Mbp,大约是普氏立克次氏体 *R. prowazekii* 基因组的两倍。恙虫病东方体有 1 216 个潜在的功能基因,与其他 7 个 *Rickettsia* 基因组共享 512 个核心基因(Cho *et al.*, 2007)。*Orientia* 基因组的另一个特征是高度重复的基因含量高,如恙虫病东方体 *O. tsutsugamushi* 基因组中包含 1 146 个可移动片段(mobile elements),占其整个基因组的近 40%,而 *R. prowazekii* 基因组内几乎没有可移动的片段,获得可移动的片段可能是偶然事件(Jiggins, 2006; Baldo and Werren, 2007)。

Rickettsia 基因组的大小不一,斑疹伤寒症组群 1.1 Mbp,斑疹热组群 1.2 ~ 1.4 Mbp, *R. bellii* 为 1.5 Mbp,含有编码 800 ~ 1 000 个蛋白的基因。与营自由生活的细菌如大肠杆菌 *Escherichia coli*(基因组 4.6 Mbp)相比, *Rickettsia* 具有一个简化的基因组。然而,与昆虫体内的原生内共生菌和病原体相比,如与采采蝇体内 *Wigglesworthia glossinida*(基因组大小 0.7 Mbp)、黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 内的 *Wolbachia pipientis*(基因组大小 1.27 Mbp)、马来布鲁线虫 *Brugia malayi* 内的 *W. pipientis*(基因组大小 1.08 Mbp)相比, *Rickettsia* 的基因组还比较大,存在进一步减小的可能性。

Rickettsial 基因组已经丢失了全部的与糖酵解相关的基因,必须从外界获得 ATP 和其他的化合物如甜菜碱和氨基酸去参与柠檬酸或者三羧酸循环以产生能量。氨基酸合成的路径也缺失或受到损害,

核黄素、维生素 B6、烟碱也不得不从外界获取。除了非致病性的 *R. bellii*,已经完成测序的 *Rickettsia* 中没有一个具有完整的生物素合成途径。*Rickettsia* 本身也不再能够产生核苷—磷酸盐(Fuxelius *et al.*, 2007)。

5 问题与展望

Rickettsia 在昆虫世代间严格垂直传播(Gottlieb *et al.*, 2008),对宿主昆虫有利(Himler *et al.*, 2011)以及存在广泛的水平传播(Caspi-Fluger *et al.*, 2012)可能是 *Rickettsia* 在蚜虫和烟粉虱的自然种群中广泛分布的原因。将来,需要综合应用解剖学、电子显微镜和荧光原位杂交等技术弄清楚 *Rickettsia* 如何在昆虫世代间垂直传播,是否可以通过交配在雌虫和雄虫之间水平传播。在昆虫体内, *Rickettsia* 以“分散型”和“集中型”存在的形式下,其传播方式、功能以及基因组是否存在差异,都是今后研究的方向。

Rickettsia 可通过诱导孤雌生殖、诱导杀雄等方式影响宿主的生殖行为,因而它很有希望被用于控制传播重大人类疾病的许多虫媒的基因工程防治和生物防治。如利用 *Rickettsia* 可诱导宿主昆虫孤雌生殖的行为,通过基因渗入(Kondo *et al.*, 2005)、或转染(Fukatsu *et al.*, 2001)或食物添加法(Heddi *et al.*, 1999)等手段,将 *Rickettsia* 转移到对农业生产有极大意义的天敌昆虫体内,使其大量繁殖,在生产上起到控制害虫的作用。

至今,对昆虫 *Rickettsia* 的功能作了一些研究,发现了很多有意思的现象,也提出了一些相应的理论,但总的来说还很不完善, *Rickettsia* 具体作用的分子及生理机制还不清楚。随着越来越多的昆虫 *Rickettsia* 基因组被测序及其功能基因研究的不断深入,将有助于人们更为深入详尽地对昆虫 *Rickettsia* 进行生化、功能及遗传学的研究。将来,在 *Rickettsia* 与宿主交互作用的重要相关基因和蛋白研究上需要开展更多、更深入的研究。

参考文献 (References)

- Adachi-Hagimori T, Miura K, Stouthamer R, 2008. A new cytogenetic mechanism for bacterial endosymbiont-induced parthenogenesis. *Proc. R. Soc. B*, 275(1652): 2667–2673.
- Azad AF, 2007. Pathogenic rickettsiae as bioterrorism agents. *Clin. Infect. Dis.*, 45(S1): 52–55.
- Baldo L, Werren JH, 2007. Revisiting *Wolbachia* supergroup typing

- based on WSP: spurious lineages and discordance with MLST. *Curr. Microbiol.*, 55(1): 81–87.
- Brumin M, Kontsedalov S, Ghanim M, 2011. *Rickettsia* influences thermotolerance in the whitefly *Bemisia tabaci* B biotype. *Insect Sci.*, 18(1): 57–66.
- 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. *Proc. R. Soc. B*, 279(1734): 1791–1796.
- Caspi-Fluger A, Inbar M, Mozes-Daube N, Mouton L, Hunter MS, Zchori-Fein E, 2011. *Rickettsia* ‘in’ and ‘out’: two different location patterns of a bacterial symbiont in the same insect species. *PLoS ONE*, 6(6): e21096.
- Chen DQ, Campbell BC, Purcell AH, 1996. A new *Rickettsia* from a herbivorous insect, the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris). *Curr. Microbiol.*, 33(2): 123–128.
- 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*. *Entomol. Exp. Appl.*, 95(3): 315–323.
- 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*. *Bull. Entomol. Res.*, 97(4): 407–413.
- Chiel E, Inbar M, Mozes-Daube N, White JA, Hunter MS, Zchori-Fein E, 2009. Assessments of fitness effects by the facultative symbiont, *Rickettsia*, in the sweetpotato whitefly (Hemiptera: Aleyrodidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 102(3): 413–418.
- 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.
- Cho NH, Kim HR, Lee JH, Kim SY, Kim J, Cha S, Kim SY, Darby AC, Fuxelius HH, Yin J, Kim JH, Kim J, Lee SJ, Koh YS, Jang WJ, Park KH, Andersson SGE, Choi MS, Kim IS, 2007. The *Orientia tsutsugamushi* genome reveals massive proliferation of conjugative type IV secretion system and host-cell interaction genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104(19): 7981–7986.
- 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. *Bull. Entomol. Res.*, 101(4): 477–486.
- Fournier PE, Takada N, Fujita H, Raoult D, 2006. *Rickettsia tamurae* sp. nov., isolated from *Amblyomma testudinarium* ticks. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 56(7): 1673–1675.
- Fujita H, Fournier PE, Takada N, Saito T, Raoult D, 2006. *Rickettsia asiatica* sp. nov., isolated in Japan. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 56(10): 2365–2368.
- Fukatsu T, Tsuchida T, Nikoh N, Koga R, 2001. *Spiroplasma* symbiont of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Insecta: Homoptera). *Appl. Environ. Microbiol.*, 67(3): 1284–1291.
- Fuxelius HH, Darby A, Min CK, Cho NH, Andersson SGE, 2007. The genomic and metabolic diversity of *Rickettsia*. *Res. Microbiol.*, 158(10): 745–753.
- Ghanim M, Kontsedalov S, 2009. Susceptibility to insecticides in the Q biotype of *Bemisia tabaci* is correlated with bacterial symbiont densities. *Pest Manag. Sci.*, 65(9): 939–942.
- Giorgini M, Bernardo U, Monti MM, Nappo AG, Gebiola M, 2010. *Rickettsia* symbionts cause parthenogenetic reproduction in the parasitoid wasp *Pnigalio soemius* (Hymenoptera: Eulophidae). *Appl. Environ. Microbiol.*, 76(8): 2589–2599.
- Gorsane F, Ben Halima A, Ben Khalifa M, Bel-Kadhi MS, Fakhfakh H, 2011. Molecular characterization of *Bemisia tabaci* populations in Tunisia: genetic structure and evidence for multiple acquisition of secondary symbionts. *Environ. Entomol.*, 40(4): 809–817.
- 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 J.*, 22(7): 2591–2599.
- Gueguen G, Rolain JM, Zchori-Fein E, Vavre F, Fleury F, Raoult D, 2009. Molecular detection and identification of *Rickettsia* endosymbiont in different biotypes of *Bemisia tabaci*. *Clin. Microbiol. Infect. Dis.*, 15(S2): 271–272.
- Gueguen G, Vavre F, Gnankine O, Peterschmitt M, Charif D, Chiel E, Ghanim M, Zchori-Fein E, Fleury F, 2010. Endosymbiont metacommunities, mtDNA diversity and the evolution of the *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) species complex. *Mol. Ecol.*, 19(19): 4365–4376.
- Hagimori T, Abe Y, Date S, Miura K, 2006. The first finding of a *Rickettsia* bacterium associated with parthenogenesis induction among insects. *Curr. Microbiol.*, 52(2): 97–101.
- Heddi A, Grenier AM, Khatchadourian C, Charles H, Nardon P, 1999. Four intracellular genomes direct weevil biology: nuclear, mitochondrial, principal endosymbiont, and *Wolbachia*. *Proc. Natl. Acad. Sci. 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.
- 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). *Biol. J. Linn. Soc.*, 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*. *J. Invertebr. Pathol.*, 68(3): 286–292.
- Jiggins FM, 2006. Adaptive evolution and recombination of *Rickettsia* antigens. *J. Mol. Evol.*, 62(1): 99–110.
- Kondo N, Shimada M, Fukatsu T, 2005. Infection density of *Wolbachia* endosymbiont affected by co-infection and host genotype. *Biol. Lett.*, 1(4): 488–491.
- Kontsedalov S, Zchori-Fein E, Chiel E, Gottlieb Y, Inbar M, 2008.

- The presence of *Rickettsia* is associated with increased susceptibility of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) to insecticides. *Pest Manag. Sci.*, 64(8): 789–792.
- Lawson ET, Mousseau TA, Klaper R, Hunter MD, Werren JH, 2001. *Rickettsia* associated with male-killing in a buprestid beetle. *Heredity*, 86(4): 497–505.
- Majerus MEN, Hinrich J, Schulenburg JH, Zakharov IA, 2000. Multiple causes of male-killing in a single sample of the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae), from Moscow. *Heredity*, 84(5): 605–609.
- Majerus TM, Majerus ME, 2010. Discovery and identification of a male-killing agent in the Japanese ladybird *Propylea japonica* (Coleoptera: Coccinellidae). *BMC Evol. Biol.*, 10: 37.
- Montllor CB, Maxman A, Purcell AH, 2002. Facultative bacterial endosymbionts benefit pea aphids *Acyrtosiphon pisum* under heat stress. *Ecol. Entomol.*, 27(2): 189–195.
- Moran NA, Telang A, 1998. Bacteriocyte-associated symbionts of insects. *Bioscience*, 48(4): 295–304.
- O'Neill SL, Hoffmann AA, Werren JH, 1997. Influential passengers: inherited microorganisms and arthropod reproduction. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Oliver KM, Russell JA, Moran NA, Hunter MS, 2003. Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100(4): 1803–1807.
- 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(4): e30760.
- Perlman SJ, Hunter MS, Zehori-Fein E, 2006. The emerging diversity of *Rickettsia*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 273(1598): 2097–2106.
- Reeves WK, Szumlas DE, Moriarity JR, Loftis AD, Abbassy MM, Helmy IM, Dasch GA, 2006. Louse-borne bacterial pathogens in lice (Phthiraptera) of rodents and cattle from Egypt. *J. Parasitol.*, 92(2): 313–318.
- Sakurai M, Koga R, Tsuchida T, Meng XY, Fukatsu T, 2005. *Rickettsia* symbiont in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*: novel cellular tropism, effect on host fitness, and interaction with the essential symbiont *Buchnera*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 71(7): 4069–4075.
- Schulenburg JH, Habig M, Sloggett JJ, Webberley KM, Bertrand D, Hurst GD, Majerus ME, 2001. Incidence of male-killing *Rickettsia* spp. (α -Proteobacteria) in the ten-spot ladybird beetle *Adalia decempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Appl. Environ. Microbiol.*, 67(1): 270–277.
- Simon JC, Carre S, Boutin M, Prunier-Leterme N, Sabater-Mun B, Latorre A, Bournoville R, 2003. Host-based divergence in populations of the pea aphid: insights from nuclear markers and the prevalence of facultative symbionts. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270(1525): 1703–1712.
- Tamura A, Ohashi N, Urakami H, Miyamura S, 1995. Classification of *Rickettsia tsutsugamushi* in a new genus, *Orientia* gen. nov., as *Orientia tsutsugamushi* comb. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 45(3): 589–591.
- Thierry M, Becker N, Hajri A, Reynaud B, Lett JM, Delatte H, 2011. Symbiont diversity and non-random hybridization among indigenous (Ms) and invasive (B) biotypes of *Bemisia tabaci*. *Mol. Ecol.*, 20(10): 2172–2187.
- Tsagkarakou A, Mouton L, Kristoffersen JB, Dokianakis E, Grispou M, Bourtzis K, 2012. Population genetic structure and secondary endosymbionts of Q *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) from Greece. *Bull. Entomol. Res.*, 102(3): 353–365.
- Weinert LA, Werren JH, Aebi A, Stone GN, Jiggins FM, 2009. Evolution and diversity of *Rickettsia* bacteria. *BMC Biol.*, 7: 6.
- Werren JH, Hurst GDD, Zhang W, Breeuwer JA, Stouthamer R, Majerus ME, 1994. Rickettsial relative associated with male killing in the ladybird beetle (*Adalia bipunctata*). *J. Bacteriol.*, 176(2): 388–394.
- Yusuf M, Turner B, 2004. Characterisation of *Wolbachia*-like bacteria isolated from the parthenogenetic stored product pest psocid *Liposcelis bostrychophila* (Badonnel) (Psocoptera). *J. Stored. Prod. Res.*, 40(2): 207–225.

(责任编辑: 赵利辉)