

桃蚜体内次生共生菌沙雷氏菌对宿主抵御寄生蜂和高温胁迫的影响

刘艳红^{1,2} 闫裕² 王圣印³ 宋月² 刘同先^{2*}

(1. 山西农业大学农学院, 太谷 030801; 2. 西北农林科技大学, 旱区作物逆境生物学国家重点实验室, 农业部西北黄土高原作物有害生物综合治理重点实验室, 陕西 杨凌 712100;
3. 浙江农林大学农业与食品科学学院, 临安 311300)

摘要: 为明确桃蚜 *Myzus persicae* 体内次生共生菌沙雷氏菌 *Serratia symbiotica* 对宿主抵抗不良环境的影响, 利用叶碟法测定短翅蚜小蜂 *Aphelinus asychi* 对自然感染沙雷氏菌桃蚜、自然未感染沙雷氏菌桃蚜和人工感染沙雷氏菌桃蚜的寄生特性和取食特性, 并测定烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 对这3种处理桃蚜的寄生特性及这3种处理桃蚜经高温胁迫后的生长繁殖特性。结果显示, 短翅蚜小蜂在人工感染沙雷氏菌桃蚜上的产卵率比在自然未感染沙雷氏菌桃蚜上的下降近1/2, 羽化率下降1/3左右, 致死率、取食率、僵蚜率均无显著差异; 烟蚜茧蜂对这3种处理桃蚜的致死率、过寄生率、僵蚜率及其产卵率和羽化率等均无显著差异; 这3种处理桃蚜的2龄若蚜经高温胁迫后, 发育时间和寿命均显著延长, 开始产蚜时间明显推迟, 繁殖力和日繁殖率显著降低, 繁殖历期无明显变化; 高温胁迫后, 人工感染沙雷氏菌桃蚜比自然未感染沙雷氏菌桃蚜开始产蚜时间提前3.9 d, 繁殖力增加7.0头。表明人工感染沙雷氏菌可以提高桃蚜对短翅蚜小蜂和高温胁迫的防御作用, 对烟蚜茧蜂的寄生无明显效果。

关键词: 桃蚜; 沙雷氏菌; 短翅蚜小蜂; 烟蚜茧蜂; 高温胁迫

Effects of the secondary endosymbiont *Serratia symbiotica* in *Myzus persicae* on host defense against parasitoids and heat stress

Liu Yanhong^{1,2} Yan Yu² Wang Shengyin³ Song Yue² Liu Tongxian^{2*}

(1. College of Agriculture, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi Province, China; 2. Key Laboratory of IPM of Crop Pests on the Northwest Loess Plateaus of Ministry of Agriculture; State Key Laboratory of Crop Stress Biology for Arid Areas, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi Province, China;
3. College of Agriculture and Food Science, Zhejiang A&F University, Lin'an 311300, Zhejiang Province, China)

Abstract: To clarify the effects of secondary endosymbiont *Serratia symbiotica* in *Myzus persicae* on the host defense against adverse environment, the leaf disc method was used to measure parasitic and feeding traits of *Aphelinus asychi* and parasitic traits of *Aphidius gifuensis* to *M. persicae* naturally infected with *S. symbiotica*, *M. persicae* naturally uninfected with *S. symbiotica*, and *M. persicae* artificially infected with *S. symbiotica*. In addition, the growth and reproduction traits of the three *S. symbiotica* treated *M. persicae* after heat stress were also assessed. The results showed that the oviposition rate

基金项目: 国家自然科学基金(31772533), 农业部西北黄土高原作物有害生物综合治理重点实验室开放基金(KFJJ20180108), 山西省重点研发计划(201803D221004-6)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: txliu@qau.edu.cn

收稿日期: 2019-01-07

and emergence rate of *A. asychi* in *M. persicae* artificially infected with *S. symbiotica* were reduced by about a half and one third, respectively, when compared with *M. persicae* naturally uninfected with *S. symbiotica*, but the fatality rate, feeding rate and mummification rate were not reduced. The fatality rate, oviposition rate, superparasitic rate, mummification rate, and emergence rate of *A. gifuensis* had no differences among the three *M. persicae* treated with *S. symbiotica*. Under heat stress of the 2nd instar nymphs of the three *M. persicae* treated with *S. symbiotica*, the developmental duration and longevity prolonged significantly, and the start-oviposition time delayed obviously, while the fecundity and daily fecundity decreased greatly when compared with the untreated control but the oviposition days were not affected. After heat treatment, adult start-oviposition time of *M. persicae* artificially infected with *S. symbiotica* was 3.9 d earlier than *M. persicae* uninfected with *S. symbiotica* and its fecundity was 7.0 progenies more than *M. persicae* uninfected with *S. symbiotica*. The research indicated that artificial infection of *S. symbiotica* could improve defense of *M. persicae* against *A. asychi* and heat stress, but have no effect on *A. gifuensis*.

Key words: *Myzus persicae*; *Serratia symbiotica*; *Aphelinus asychi*; *Aphidius gifuensis*; heat stress

桃蚜 *Myzus persicae* 属半翅目蚜科瘤蚜属, 是世界上分布最广、为害最大的蚜虫之一 (Bass et al., 2014)。桃蚜是一种典型的多食性害虫, 可取食 50 多种 400 多种植物, 包括蔬菜、花卉、果树、中药材等许多重要的经济植物, 温室中几乎所有栽培植物都受其为害, 所以又称温室蚜虫 (Andorno & López, 2014)。自然条件下无翅孤雌桃蚜繁殖能力极强, 有翅孤雌桃蚜在不同寄主间迁移扩散, 传播病毒, 且通过诱导性蚜产卵以度过冬季不良环境, 这些特点均给桃蚜的综合防治带来很大困难, 给农业生产造成严重影响 (侯有明等, 1999; 刘艳红等, 2018)。每年桃蚜为害带来的经济损失为 10%~15%, 严重时达 50%~80% (张利军等, 2015)。随着设施农业的发展, 桃蚜为害日趋严重, 以生物防治为首的绿色、可持续、高效的防治方法越来越受到关注。共生菌在昆虫营养、代谢、免疫、生殖等方面起着非常重要的作用, 因此, 共生菌在生物防治方面具有重要的应用前景 (魏舸等, 2018)。以桃蚜为材料探讨共生菌对宿主抵御天敌和高温等不良环境的影响, 对于建立桃蚜的高效防控及其天敌人工繁殖策略具有重要的实践意义。

桃蚜的优势寄生蜂包括短翅蚜小蜂 *Aphelinus asychi* 和烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis*。在长期的进化过程中, 蚜虫对其天敌寄生蜂的包裹作用非常弱, 甚至没有, 自身缺乏有效的抵抗机制 (Bensadia et al., 2006; 张焱等, 2016), 但却能利用其体内的次生共生菌协助蚜虫抵御生物胁迫, 如 Oliver et al. (2003) 首次描述了豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 体内 2 种次生共生菌——T 型共生肠杆菌 *Hamiltonella*

defensa 和沙雷氏菌 *Serratia symbiotica* 能够杀死发育着的阿尔蚜茧蜂 *Aphidius ervi* 幼虫, 从而提高宿主对寄生蜂的抵御能力; Attia et al. (2016) 和 Frago et al. (2017) 的研究结果也证实了这一点; Oliver et al. (2005) 研究结果表明 T 型共生肠杆菌介导豌豆蚜对阿尔蚜茧蜂的抗性是普遍现象, 抗性水平只与共生菌菌株有关, 与蚜虫基因型无关, 并首次提出共生菌介导抗性的概念。目前, 随着共生菌对宿主抗性影响研究的不断深入 (李迁等, 2016), 发现其它次生共生菌也有抵御寄生蜂的功能, 如 U 型共生肠杆菌 *Regiella insecticola* 可以降低科曼尼蚜茧蜂 *A. colemani* 对桃蚜和黑豆蚜 *Aphis fabae* 的寄生率 (von Burg et al., 2008; Vorbürger et al., 2010), 也可以保护豌豆蚜免受阿尔蚜茧蜂的寄生 (Oliver et al., 2010; Hansen et al., 2012); 在麦长管蚜 *Sitobion avenae* 自然种群中普遍存在 T 型共生肠杆菌和 U 型共生肠杆菌, 它们使宿主对一系列寄生蜂都有很强的抵抗力 (Ye et al., 2018); 黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 体内的螺原体 *Spiroplasma poulsonii* 通过与寄生蜂竞争宿主脂类, 从而保护宿主免受布拉迪小环腹瘿蜂 *Leptopilina boulardi* 和缩基反颚茧蜂 *Asobara tabida* 两种寄生蜂的寄生 (Paredes et al., 2016)。除了寄生蜂, 昆虫尤其是温室害虫在夏季需要长时间面对高温胁迫。在应对高温胁迫的过程中, 昆虫体内次生共生菌也起着重要作用 (Feldhaar, 2011; Wernegreen, 2012; 单红伟等, 2016)。如高温胁迫后, 含沙雷氏菌的豌豆蚜品系有更高的繁殖力 (Chen et al., 2000; Montllor et al., 2002); 沙雷氏菌和 T 型共生肠杆菌共同侵染的豌豆蚜比不含菌的豌豆蚜有更高的

种群适合度(Russell & Moran, 2006);热激后X型共生肠杆菌可显著提高豌豆蚜的繁殖力(Heyworth & Ferrari, 2015);烟粉虱 *Bemisia tabaci* 体内立克次氏体 *Rickettsia* 能够诱导其体内高温耐受基因的表达,间接赋予宿主对高温的耐受性,且这种保护作用与粉虱基因型有关(Brumin et al., 2011; Cass et al., 2016)。次级共生菌可以帮助宿主昆虫抵抗寄生蜂和高温胁迫,但是不同次生共生菌的保护作用不同,且这种保护作用在不同宿主间也存在很大差别(von Burg et al., 2008; Vorburger et al., 2010),目前关于桃蚜体内次生共生菌作用的研究还相对较少。

前期研究发现,陕西省咸阳市杨陵区甘蓝上的桃蚜只感染沙雷氏菌这一种次生共生菌,而辽宁省葫芦岛甘蓝上的桃蚜未感染次生共生菌,尽管前者在自然状态下面临更大的寄生风险和更高的极端高温,但仍能保持较大的种群数量,这可能与体内的沙雷氏菌有关(Davis et al., 2006; 刘艳红, 2016; 刘艳红等, 2018)。短翅蚜小蜂和烟蚜茧蜂是西北地区田间蚜虫上的优势寄生蜂,但生活习性明显不同,前者为卵渐成熟型寄生蜂,即成虫羽化后需要取食蚜虫补充营养来完成卵的成熟,主要通过取食和产卵寄生2种方式杀死寄主;而后者为卵预成熟型寄生蜂,即成虫羽化后就会有一定数量的成熟卵,不需要取食蚜虫,主要通过产卵寄生杀死寄主,这2种寄生蜂均可作为温室菜蚜和麦长管蚜的潜在优势生防因子(王圣印等, 2016; 梁启富等, 2018)。因此,本研究设置自然感染沙雷氏菌桃蚜、自然未感染沙雷氏菌桃蚜和人工感染沙雷氏菌桃蚜3种处理,测定其对短翅蚜小蜂和烟蚜茧蜂2种寄生蜂以及短时高温的抵抗能力,以明确沙雷氏菌对桃蚜抵抗寄生蜂和高温胁迫的影响。

1 材料与方法

1.1 材料

供试植物:甘蓝品种为秦甘70,用于饲养桃蚜种群;甜椒品种为特大茄门甜椒,其上饲养的桃蚜用于饲养短翅蚜小蜂;辣椒品种为京苑新王子,其上饲养的桃蚜用于饲养烟蚜茧蜂,种子均购自陕西杨凌农科大农城种业科技中心。甘蓝、辣椒和甜椒种子各取30粒,将其分别种植在直径为10 cm的花盆中,保鲜膜覆盖其表面,置于人工气候箱中催芽;待幼苗长至2~3片叶子时,单株移栽至直径10 cm的花盆中,花盆内装有7:1:1的草炭、珍珠岩、蛭石混合物,置于温度为 $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、相对湿度为 $(70\pm 5)\%$ 、光周期

为16 L:8 D的全自动控制养虫室内,按需浇水,每2周施加100 mg/L哈维通叶面肥或复合肥水溶液300 mL;当植物长至5~6叶期时用于试验。

供试虫源:自然感染沙雷氏菌桃蚜从陕西省咸阳市杨陵区西北农林科技大学温室甘蓝上采集,在甘蓝上连续饲养3年以上;自然未感染沙雷氏菌桃蚜从辽宁省葫芦岛市南票区田间甘蓝上采集,在甘蓝上连续饲养半年以上;人工感染沙雷氏菌桃蚜参考Oliver et al. (2010)方法获得,以自然感染沙雷氏菌桃蚜作供体,以自然未感染沙雷氏菌桃蚜作受体,用显微注射仪将供体体液注射到受体的腹部,使其获得沙雷氏菌,在甘蓝上连续饲养2个月。试验之前参考Liu et al. (2016)和刘艳红等(2018)方法用诊断聚合酶链式反应(polymerase chain reaction, PCR)确认桃蚜体内的沙雷氏菌感染情况。寄生蜂对其来源寄主有很高的识别能力,为避免甘蓝桃蚜饲养的寄生蜂对这3种处理桃蚜的高寄生率,进而掩盖次生共生菌在提高宿主抵御中的作用,采用在甜椒桃蚜上长期饲养的短翅蚜小蜂和在辣椒桃蚜上长期饲养的烟蚜茧蜂进行试验,所有桃蚜和寄生蜂种群都用60 cm×60 cm×60 cm笼子罩起来,置于温度 $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、相对湿度 $(70\pm 5)\%$ 、光周期16 L:8 D的全自动控制养虫室中独立饲养。

试剂及仪器:试剂均为国产分析纯。YCS-16全自动控制养虫室,南京恒裕仪器设备制造有限公司;Nanoject II显微注射仪,东乐自然基因生命科学公司;RXZ-2808智能人工气候箱,宁波江南仪器厂;SZM45体视显微镜,宁波舜宇仪器有限公司。

1.2 方法

1.2.1 短翅蚜小蜂对桃蚜的寄生特性和取食特性

采用叶碟法于温度 $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、相对湿度 $(60\pm 5)\%$ 、光周期16 L:8 D的人工气候箱中测定短翅蚜小蜂对3种处理桃蚜的寄生特性和取食特性。在直径3.5 cm培养皿中加入1%水琼脂,凝固后其上铺1个直径3.5 cm的甘蓝小叶碟,每个甘蓝小叶碟上放30头桃蚜成蚜,待其产蚜1 d后移走成蚜,若蚜放置2 d后只保留30头2龄若蚜供试。每种处理的桃蚜设16个培养皿,每个培养皿内放入1头羽化2 d已交配的短翅蚜小蜂雌蜂,寄生1 d后移走寄生蜂。移走短翅蚜小蜂1 d后记录刺探和取食所致死的桃蚜数量、取食桃蚜数量;解剖其中8个培养皿中的桃蚜,在载玻片上加1滴生理盐水,于体视显微镜下用解剖针轻轻剥开蚜虫腹部,让内容物全部释放出来,观察短翅蚜小蜂卵的形态并记录短翅蚜小蜂产卵数量;其它

8个培养皿中的桃蚜继续饲养,10 d后记录僵蚜数量,将短翅蚜小蜂寄生的僵蚜单独挑至PCR管中,每天观察,待其羽化,17 d后记录短翅蚜小蜂羽化数量。根据公式计算短翅蚜小蜂对桃蚜的致死率、取食率、僵蚜率及短翅蚜小蜂的产卵率和羽化率。致死率=桃蚜死亡数量/总桃蚜数量 $\times 100\%$,取食率=取食桃蚜数/总蚜虫数量 $\times 100\%$,僵蚜率=僵蚜数量/(总桃蚜数量-桃蚜死亡数量) $\times 100\%$,产卵率=被产卵的蚜虫数量/解剖蚜虫数量 $\times 100\%$,羽化率=短翅蚜小蜂羽化数量/僵蚜数量 $\times 100\%$ 。短翅蚜小蜂主要通过取食和产卵寄生2种方式杀死寄主,但是产卵前的刺探也会杀死寄主,所以短翅蚜小蜂对桃蚜的致死率包括取食率和刺探致死率。

1.2.2 烟蚜茧蜂对沙雷氏菌处理桃蚜的寄生特性

采用叶碟法测定烟蚜茧蜂对3种处理桃蚜的寄生特性。方法基本同1.2.1,每种处理桃蚜同样设16个培养皿,只是每个培养皿中放1头羽化2 d已交配的烟蚜茧蜂雌蜂,寄生8 h后移走烟蚜茧蜂,移走烟蚜茧蜂3 d后记录桃蚜死亡数量;同样解剖其中8个培养皿中的桃蚜,在载玻片上加1滴生理盐水,于体视显微镜下用解剖针轻轻剥开蚜虫腹部,让内容物全部释放出来,观察烟蚜茧蜂幼虫的形态并记录烟蚜茧蜂幼虫的数量,因为烟蚜茧蜂的卵很小,用幼虫数量代替其产卵数量;其它8个培养皿中的桃蚜继续饲养,10 d后记录僵蚜数量,17 d后记录烟蚜茧蜂羽化数量。茧蜂不取食桃蚜,故无取食率。根据公式计算烟蚜茧蜂对桃蚜的致死率、过寄生率、僵蚜率以及烟蚜茧蜂的产卵率和羽化率。致死率、产卵率、僵蚜率和羽化率计算公式同1.2.1,过寄生率=被产至少2粒卵的蚜虫数量/所有被产卵的蚜虫数量 $\times 100\%$ 。

1.2.3 高温胁迫对沙雷氏菌处理桃蚜的影响

采用叶碟法测定高温胁迫下3种处理桃蚜2龄和3龄若蚜的生长繁殖特性。桃蚜2龄若蚜获取方式同1.2.1。在每个甘蓝小叶碟上放入30头桃蚜成蚜,待其产蚜1 d后移走成蚜,放置5 d后保留30头3龄若蚜。将桃蚜2龄、3龄若蚜放入人工气候箱中进行高温处理,温度从室温升至 37.5°C ,然后在 37.5°C 维持2 h,之后放入温度 $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、相对湿度 $(60\pm 5)\%$ 、光周期16 L:8 D的人工气候箱中饲养;以一直在 25°C 人工气候箱中饲养的桃蚜若蚜为对照,每种处理桃蚜的2龄若蚜、3龄若蚜高温胁迫和对照分别设10个培养皿。每天观察记录小叶碟中蚜虫的死亡数量、蜕皮数量、发育为成虫的数量,直至大

部分若蚜发育为成蚜且5 d内成蚜数量不再增加为止,以每个小叶碟中若蚜长至成蚜时间的加权平均数作为桃蚜的发育时间;将小叶碟中最早发育为成蚜的桃蚜单独移至新的小叶碟,记录其开始产蚜时间、日繁殖率、繁殖力、繁殖历期和寿命。

1.3 数据分析

在分析数据前用KS test (Kolmogorov-Smirnov test)检测其正态分布,若不符合正态分布,进行arcsin转换,直至符合正态分布。采用SPSS 19.0软件进行单因素方差分析,应用Tukey法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 短翅蚜小蜂对桃蚜的寄生特性和取食特性

短翅蚜小蜂对3种处理桃蚜的致死率和取食率无显著差异(表1)。短翅蚜小蜂对自然未感染沙雷氏菌桃蚜、自然感染沙雷氏菌桃蚜和人工感染沙雷氏菌桃蚜的致死率分别为9.22%、8.96%和13.53%,对于自然未感染沙雷氏菌桃蚜和自然感染沙雷氏菌桃蚜致死的主要原因是取食,取食率分别为6.67%和5.00%,分别占致死率的2/3左右,而取食不是人工感染沙雷氏菌桃蚜致死的主要因素,取食率为4.61%,仅占致死率的1/3左右,刺探致死可能是该沙雷氏菌处理桃蚜致死的主要原因。短翅蚜小蜂在人工感染沙雷氏菌桃蚜和自然未感染沙雷氏菌桃蚜上的产卵率分别为36.26%和70.81%,前者显著低于后者($P<0.05$),但是在自然感染沙雷氏菌桃蚜和自然未感染沙雷氏菌桃蚜上的产卵率无显著差异(表1),表明人工感染沙雷氏菌可显著降低短翅蚜小蜂的产卵率,下降近1/2,但是自然感染沙雷氏菌未显著降低短翅蚜小蜂的产卵率。短翅蚜小蜂在自然未感染沙雷氏菌桃蚜、自然感染沙雷氏菌桃蚜和人工感染沙雷氏菌桃蚜上的僵蚜率分别为42.31%、38.25%和48.05%,无显著差异,说明桃蚜体内1/2以上的短翅蚜小蜂在幼虫阶段死亡。短翅蚜小蜂在人工感染沙雷氏菌桃蚜和自然未感染沙雷氏菌桃蚜上的羽化率分别为50.01%和80.58%,前者显著低于后者($P<0.05$),但在自然感染沙雷氏菌和自然未感染沙雷氏菌桃蚜上的羽化率无显著差异,表明人工感染沙雷氏菌可显著降低短翅蚜小蜂的羽化率,下降1/3左右,但是自然感染沙雷氏菌未显著降低短翅蚜小蜂的羽化率。通过解剖发现3种处理桃蚜体内短翅蚜小蜂的卵均呈长椭圆形,两端较尖,与大米

形状类似,白色,且1头桃蚜中最多解剖到1粒卵,无过寄生现象(图1)。

表1 短翅蚜小蜂对3种处理桃蚜的寄生和取食特性

桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	致死率 Fatality rate	取食率 Feeding rate	产卵率 Oviposition rate	僵蚜率 Mummification rate	羽化率 Emergence rate
自然未感染沙雷氏菌 Naturally uninfected with <i>S. symbiotica</i>	9.22±1.77 a	6.67±1.14 a	70.81±5.89 a	42.31±6.95 a	80.58±4.60 a
自然感染沙雷氏菌 Naturally infected with <i>S. symbiotica</i>	8.96±1.13 a	5.00±1.25 a	62.52±7.04 a	38.25±7.09 a	77.20±8.10 a
人工感染沙雷氏菌 Artificially infected with <i>S. symbiotica</i>	13.53±1.32 a	4.61±1.04 a	36.26±5.14 b	48.05±8.40 a	50.01±9.01 b

表中数据为平均数±标准误。同列不同字母表示经Tukey法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different letters in the same column indicate significant difference at $P<0.05$ level by Tukey test.

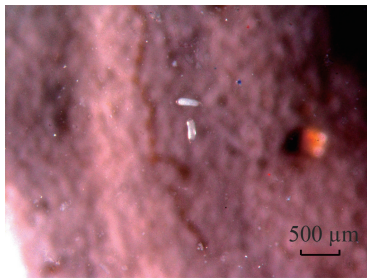


图1 自然感染沙雷氏菌桃蚜体内短翅蚜小蜂卵的形态

Fig. 1 Morphs of *Aphelinus asychi* eggs in *Myzus persicae* naturally infected with *Serratia symbiotica*

2.2 烟蚜茧蜂对沙雷氏菌处理桃蚜的寄生特性

烟蚜茧蜂对自然未感染沙雷氏菌桃蚜、自然感染沙雷氏菌桃蚜和人工感染沙雷氏菌桃蚜的致死率分别为14.63%、20.00%和18.89%,三者之间无显著差异(表2),烟蚜茧蜂在这3种处理桃蚜上的产卵率

分别为80.44%、56.27%和81.29%,三者之间无显著差异,过寄生率依次为44.17%、41.30%和27.65%,均占产卵率的1/3以上,三者之间也无显著差异。烟蚜茧蜂在自然未感染沙雷氏菌桃蚜、自然感染沙雷氏菌桃蚜和人工感染沙雷氏菌桃蚜上的僵蚜率分别为26.84%、33.46%和25.92%,三者之间无显著差异,说明桃蚜体内1/2以上的烟蚜茧蜂在幼虫阶段死亡。烟蚜茧蜂在这3种处理桃蚜上的羽化率分别为57.00%、36.46%和67.79%,三者之间无显著差异(表2)。表明人工感染沙雷氏菌和自然感染沙雷氏菌均不能显著提高桃蚜对烟蚜茧蜂的防御。通过解剖发现3种处理桃蚜体内的烟蚜茧蜂3日龄1龄幼虫形态均相同,呈蠕虫状,身体末端有一尾状结构,白色,有时可从1头桃蚜体内解剖到2头或2头以上烟蚜茧蜂幼虫(图2)。

表2 烟蚜茧蜂对3种处理桃蚜的寄生特性

桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	致死率 Fatality rate	产卵率 Oviposition rate	过寄生率 Superparasitic rate	僵蚜率 Mummification rate	羽化率 Emergence rate
自然未感染沙雷氏菌 Naturally uninfected with <i>S. symbiotica</i>	14.63±3.92 a	80.44±5.27 a	44.17±7.06 a	26.84±5.83 a	57.00±11.86 a
自然感染沙雷氏菌 Naturally infected with <i>S. symbiotica</i>	20.00±5.44 a	56.27±16.68 a	41.30±11.60 a	33.46±18.50 a	36.46±13.54 a
人工感染沙雷氏菌 Artificially infected with <i>S. symbiotica</i>	18.89±3.32 a	81.29±12.18 a	27.65±13.07 a	25.92±6.10 a	67.79±11.69 a

表中数据为平均数±标准误。同列不同字母表示经Tukey法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different letters in the same column indicate significant difference at $P<0.05$ level by Tukey test.

2.3 高温胁迫后沙雷氏菌处理桃蚜的生长繁殖特性

高温胁迫2龄若蚜后,自然未感染沙雷氏菌桃蚜、自然感染沙雷氏菌桃蚜和人工感染沙雷氏菌桃蚜的发育时间分别由6.8、6.8和7.0 d显著延长至10.7、9.6和9.4 d,均延长3 d左右($P<0.05$);开始产

蚜时间也由6.8、6.9和7.0 d显著推迟到14.2、13.3和10.3 d($P<0.05$);由于发育时间延长,所以高温胁迫2龄若蚜后,自然未感染沙雷氏菌桃蚜和自然感染沙雷氏菌桃蚜的寿命由16.3 d和19.3 d分别显著延长至26.8 d和25.7 d($P<0.05$),人工感染沙雷氏菌2龄

若蚜经高温胁迫后桃蚜寿命未发生显著变化;繁殖力由21.9、27.7和39.3头显著减少至5.6、4.9和12.6头($P<0.05$),分别减少了16.3、22.8和26.7头;日繁殖率分别由1.9、2.2和3.2头/d显著减少到0.8、0.9和1.3头/d($P<0.05$),但是与对照相比繁殖历期均无显著差异(表3)。表明高温胁迫3种处理桃蚜2龄若蚜后,桃蚜的发育时间和寿命明显延长,开始产蚜时间明显推迟,繁殖力和日繁殖率显著降低。

高温胁迫3龄若蚜后,3种处理桃蚜的发育时间、开始产蚜时间、繁殖历期、日繁殖率、寿命与对照无显著差异;自然未感染沙雷氏菌桃蚜、自然感染沙雷氏菌桃蚜和人工感染沙雷氏菌桃蚜的繁殖力由21.9、27.7和39.3头减少到11.0、8.1和15.0头,分别减少了10.9、19.6和24.3头,但没有2龄若蚜高温胁

迫后(分别减少了16.3、22.8和26.7头)减少的幅度大(表3)。表明高温胁迫3龄桃蚜只对成蚜的繁殖力有影响,对发育和寿命几乎都无影响,2龄若蚜比3龄若蚜对高温更敏感。

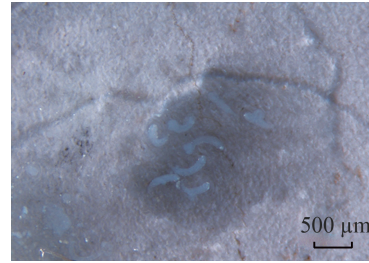


图2 自然感染沙雷氏菌桃蚜体内烟蚜茧蜂幼虫的形态
Fig. 2 Morphs of *Aphidius gifuensis* larvae in *Myzus persicae* naturally infected with *Serratia symbiotica*

表3 高温胁迫后3种不同处理桃蚜的生长繁殖特性

Table 3 The growth and reproduction traits of *Myzus persicae* with three treatments after heat stress

桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	处理龄期 Treated instar	发育时间 Developmental time (d)	开始产蚜时间 Start-oviposition time (d)	繁殖力(头) Fecundity (offspring)
自然未感染沙雷氏菌 Naturally uninfected with <i>S. symbiotica</i>	2龄2nd instar	10.7±0.5 Aa	14.2±1.2 Aa	5.6±1.8 Bb
	3龄3rd instar	7.4±0.1 b	7.7±0.2 b	11.0±1.1 b
	对照CK	6.8±0.1 b	6.8±0.1 b	21.9±4.8 a
自然感染沙雷氏菌 Naturally infected with <i>S. symbiotica</i>	2龄2nd instar	9.6±0.4 Aa	13.3±0.9 ABa	4.9±0.6 Bb
	3龄3rd instar	7.4±0.1 b	8.5±0.5 b	8.1±1.6 b
	对照CK	6.8±0.2 b	6.9±0.2 b	27.7±4.5 a
人工感染沙雷氏菌 Artificially infected with <i>S. symbiotica</i>	2龄2nd instar	9.4±0.6 Aa	10.3±0.6 Ba	12.6±0.2 Ab
	3龄3rd instar	8.3±0.8 ab	8.2±0.5 b	15.0±1.1 b
	对照CK	7.0±0.1 b	7.0±0.0 b	39.3±8.7 a
桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	处理龄期 Treated instar	繁殖历期 Oviposition days (d)	日繁殖率(头/d) Daily fecundity (offspring/d)	寿命 Longevity (d)
自然未感染沙雷氏菌 Naturally uninfected with <i>S. symbiotica</i>	2龄2nd instar	10.0±2.7 Aa	0.8±0.3 Ab	26.8±1.2 Aa
	3龄3rd instar	11.1±1.7 a	1.4±0.2 a	18.8±1.7 b
	对照CK	10.5±1.9 a	1.9±0.2 a	16.3±1.9 b
自然感染沙雷氏菌 Naturally infected with <i>S. symbiotica</i>	2龄2nd instar	12.6±1.5 Aa	0.9±0.2 Ab	25.7±1.0 Aa
	3龄3rd instar	12.4±1.4 a	1.3±0.2 ab	19.9±1.1 b
	对照CK	13.4±1.2 a	2.2±0.1 a	19.3±1.2 b
人工感染沙雷氏菌 Artificially infected with <i>S. symbiotica</i>	2龄2nd instar	15.0±1.1 Aa	1.3±0.4 Ab	21.5±2.4 Aa
	3龄3rd instar	12.0±3.2 a	1.4±0.4 b	19.1±2.5 a
	对照CK	12.4±2.5 a	3.2±0.4 a	18.4±2.5 a

表中数据为平均数±标准误。同列不同大写字母表示不同处理经Tukey法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著,同列不同小写字母表示同种桃蚜处理经Tukey法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different uppercase letters in the same column indicate significant difference among different treatments at $P<0.05$ level by Tukey test. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference of the same *S. symbiotica* treated *M. persicae* at $P<0.05$ level by Tukey test.

2龄若蚜经高温胁迫后,自然未感染沙雷氏菌、人工感染沙雷氏菌桃蚜开始产蚜时间分别为14.2、10.3 d,后者较前者显著提前了3.9 d($P<0.05$),但是自然感染沙雷氏菌桃蚜的开始产蚜时间并未明显提

前;自然未感染沙雷氏菌、人工感染沙雷氏菌的桃蚜繁殖力分别为5.6、12.6头,后者较前者显著增加了7.0头($P<0.05$),而自然感染沙雷氏菌桃蚜的繁殖力与自然未感染沙雷氏菌桃蚜的繁殖力之间无显著差

异;人工感染沙雷氏菌后的桃蚜发育时间、繁殖历期、日繁殖率、寿命与自然未感染沙雷氏菌桃蚜、自然感染沙雷氏菌桃蚜之间均无显著差异(表3),表明人工感染沙雷氏菌提高了桃蚜2龄若蚜的高温耐受性。

3 讨论

共生菌在昆虫存活、发育、繁殖以及对寄主植物、天敌和高温等环境适应方面起着重要作用(Heyworth & Ferrari, 2015)。虽然次生共生菌对昆虫的生长繁殖并非必需,但越来越多的研究证明次生共生菌在提高昆虫防御能力中的作用不容忽视(Oliver et al., 2010)。本研究结果表明人工感染沙雷氏菌可以帮助桃蚜抵御短翅蚜小蜂的产卵及羽化;Oliver et al. (2003)和 Attia et al. (2016)研究结果也表明沙雷氏菌可以提高宿主豌豆蚜对阿尔蚜茧蜂的抵抗能力,与本研究结果不同的是,豌豆蚜体内的沙雷氏菌不能抵抗寄生蜂的产卵,但可以杀死发育着的阿尔蚜茧蜂幼虫,降低僵蚜率;Nyabuga et al. (2010)研究结果表明,沙雷氏菌对豌豆蚜抵抗阿尔蚜茧蜂无显著作用,但可以降低寄生蜂的羽化率,与本研究结果一致。Nyabuga et al. (2010)和 Schmid et al. (2012)研究结果显示,阿尔蚜茧蜂在被T型共生肠杆菌感染的豌豆蚜体内的发育时间比在未被次生共生菌感染的豌豆蚜上显著延长,蛹羽化率降低,成蜂个体变小且体重也显著下降,表明次生共生菌不仅能提高蚜虫对寄生蜂的抗性,而且也影响寄生蜂在蚜虫体内的羽化;本研究结果显示,与人工感染沙雷氏菌桃蚜不同的是,自然感染沙雷氏菌桃蚜不能抵御短翅蚜小蜂的产卵和羽化,表明沙雷氏菌对寄生蜂的防御能力可能与桃蚜类型有关,前者自辽宁省葫芦岛市南票区采集,后者自陕西省咸阳市杨陵区采集;Attia et al. (2016)研究结果也显示,自美国图森采集的绿色型豌豆蚜与自麦迪逊采集的红色型豌豆蚜都感染沙雷氏菌,被阿尔蚜茧蜂寄生后,2类蚜虫的僵蚜率不同,可能寄生蜂寄生后,蚜虫为寄生蜂幼虫提供了一个复杂的微环境,不同蚜虫的生理条件不同,它们和共生菌共同影响着寄生蜂的存活,表明蚜虫对寄生蜂的抵抗作用一方面依赖于体内的共生菌,另一方面与蚜虫类型也有关。

本研究结果显示无论是人工感染沙雷氏菌的桃蚜,还是自然感染沙雷氏菌的桃蚜均对烟蚜茧蜂无明显的防御作用,烟蚜茧蜂对人工感染沙雷氏菌桃蚜和自然感染沙雷氏菌桃蚜的致死率、产卵率、过寄

生率、僵蚜率和羽化率与自然未感染沙雷氏菌桃蚜的无显著差异;Cayetano & Vorburger (2015)研究结果也表明,蚜虫体内次生共生菌并非对所有的寄生蜂都表现出抗性,黑豆蚜体内3个T型共生肠杆菌菌株对当归双瘤蚜茧蜂 *Binodoxys angelicae* 和褐柄蚜小蜂 *Aphelinus chaonia* 也未表现出抗性;这些结果与 Oliver et al. (2005)提出的T型共生肠杆菌介导的宿主对寄生蜂的抗性是普遍的理论不同,可能由于在进化过程中有些昆虫频繁遭到寄生蜂的攻击,从而进化出应对寄生蜂的特异能力,进而降低了对共生菌保护作用的依赖(Cayetano & Vorburger, 2015)。Ferrari et al. (2004)研究结果表明在田间蚜虫经常会受到不同寄生蜂的攻击,次生共生菌使蚜虫对不同寄生蜂的抵抗作用不同;本研究结果也发现沙雷氏菌使桃蚜对短翅蚜小蜂的抗性提高,但是对烟蚜茧蜂的寄生没有抵御作用;刘艳红等(2018)研究结果表明陕西省咸阳市杨陵区野外蔬菜上的桃蚜基本上都会感染沙雷氏菌,在这些植物上被烟蚜茧蜂寄生的僵蚜很多,而被短翅蚜小蜂寄生的僵蚜则相对较少;Ferrari et al. (2004)也报道了豌豆蚜体内T型共生肠杆菌对阿尔蚜茧蜂和豆长管蚜茧蜂 *Aphidius eadyi* 两种寄生蜂的抗性不同,对豆长管蚜茧蜂的抗性最强,对阿尔蚜茧蜂的抗性次之;Cayetano & Vorburger (2015)研究结果表明黑豆蚜体内的3株T型共生肠杆菌菌株在抵御4种寄生蜂中表现出不同的作用,可以帮助宿主抵御豆柄瘤蚜茧蜂 *Lysiphlebus fabarum* 和科列马·阿布拉小蜂 *Aphidius colemani*,但是对当归双瘤蚜茧蜂和褐柄蚜小蜂未表现出抗性;这可能与蚜虫基因型或类型、寄生蜂基因型或生物学特性以及共生菌菌株之间的互作有关。沙雷氏菌对宿主防御寄生蜂的具体作用尚不清楚,可能通过产生一些抑制细胞生长的毒素,或与水平传播的寄生物竞争宿主资源来直接保护宿主,还可能通过改变宿主的行为或增加宿主的防卫能力使宿主免于寄生蜂的寄生(Haine, 2008;徐红星等, 2009;李迁等, 2016)。

许多蚜虫对高温比较敏感,表现出存活率、繁殖力、体重的下降及发育时间的延长(Chen et al., 2000;Oliver et al., 2010)。本研究发现高温胁迫2龄若蚜后人工感染沙雷氏菌桃蚜开始产蚜时间显著提前,繁殖力增加,说明人工感染沙雷氏菌明显提高了桃蚜对高温的耐受能力。Chen et al. (2000)和 Russell & Moran (2006)研究结果也表明在高温热激条件下,含有沙雷氏菌的豌豆蚜有更高的繁殖率和适

合度; McLean et al. (2016) 研究发现高温干旱地区蚜虫体内沙雷氏菌的感染率比温带地区高, 这可能与沙雷氏菌帮助蚜虫抵御高温胁迫有关。此外, X 型共生菌也可以增加高温下豌豆蚜的繁殖力 (Heyworth & Ferrari, 2015)。次生共生菌保护宿主的准确机制尚不清楚, 但是目前认为沙雷氏菌在高温下可能产生一些甘露糖-6-磷酸、果糖、N-乙酰葡萄糖胺的化合物, 这些代谢产物可能会提高宿主在高温下的适应性 (Kim et al., 2013) 或通过产生一些类似分子伴侣、热激蛋白来减轻热激对初生共生菌布赫纳氏菌 *Buchnera aphidicola* 的伤害, 也可能代替受损的初生共生菌行使功能 (McLean et al., 2016)。

本研究结果表明, 人工感染沙雷氏菌可以提高桃蚜对短翅蚜小蜂的防御作用与高温耐受性, 但对烟蚜茧蜂无显著效果, 自然感染沙雷氏菌桃蚜在抵御短翅蚜小蜂产卵、羽化和高温胁迫方面均无明显作用, 沙雷氏菌对桃蚜抵御寄生蜂和高温方面的作用在不同类型桃蚜间的差异仍需进一步探讨。因此, 今后研究将进一步增加不同寄主植物、不同采集地、不同体色类型桃蚜、共生菌菌株和寄生蜂种类, 结合抗生素去除已有共生菌和人工注射重新感染共生菌的方法从蚜虫和寄生蜂适合度及蚜虫体内共生菌的变化角度进行研究, 以期更全面准确地解释沙雷氏菌在桃蚜抵御寄生蜂和高温胁迫中的作用。

参 考 文 献 (References)

- Andorno AV, López SN. 2014. Biological control of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) through banker plant system in protected crops. *Biological Control*, 78: 9–14
- Attia S, Foray V, Louâpre P, Lognag G, Heuskin S, Hance T. 2016. Influence of the secondary endosymbiont *Serratia symbiotica* on the resistance to the parasitism in the aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 4(1): 123–126
- Bass C, Puinean AM, Zimmer CT, Denholm I, Field LM, Foster SP, Gutbrod O, Nauen R, Slater R, Williamson MS. 2014. The evolution of insecticide resistance in the peach potato aphid, *Myzus persicae*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 51: 41–51
- Bensadia F, Boudreault S, Guay JF, Michaud D, Cloutier C. 2006. Aphid clonal resistance to a parasitoid fails under heat stress. *Journal of Insect Physiology*, 52(2): 146–157
- Brumim M, Kontsedalov S, Ghanim M. 2011. *Rickettsia* influences thermotolerance in the whitefly *Bemisia tabaci* B biotype. *Insect Science*, 18(1): 57–66
- Cass BN, Himler AG, Bondy EC, Bergen JE, Fung SK, Kelly SE, Hunter MS. 2016. Conditional fitness benefits of the *Rickettsia* bacterial symbiont in an insect pest. *Oecologia*, 180(1): 169–179
- Cayetano L, Vorburger C. 2015. Symbiont-conferred protection against Hymenopteran parasitoids in aphids: how general is it? *Ecological Entomology*, 40: 85–93
- 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
- Davis JA, Radcliffe EB, Ragsdale DW. 2006. Effects of high and fluctuating temperatures on *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 35(6): 1461–1468
- Feldhaar H. 2011. Bacterial symbionts as mediators of ecologically important traits of insect hosts. *Ecological Entomology*, 36(5): 533–543
- Ferrari J, Darby AC, Daniell TJ, Godfray HJ, Douglas AE. 2004. Linking the bacterial community in pea aphids with host-plant use and natural enemy resistance. *Ecological Entomology*, 29(1): 60–65
- Frago E, Mala M, Weldegergis BT, Yang CJ, McLean A, Godfray HJ, Gols R, Dicke M. 2017. Symbionts protect aphids from parasitic wasps by attenuating herbivore-induced plant volatiles. *Nature Communications*, 8: 1860
- Haine ER. 2008. Symbiont-mediated protection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1633): 353–361
- Hansen AK, Vorburger C, Moran NA. 2012. Genomic basis of endosymbiont-conferred protection against an insect parasitoid. *Genome Research*, 22(1): 106–114
- Heyworth ER, Ferrari J. 2015. A facultative endosymbiont in aphids can provide diverse ecological benefits. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(10): 1753–1760
- Hou YM, Liu SY, Zhou JH, Hu ZD, Hu MR, Zhao YX. 1999. Researches on population dynamics of green peach aphid, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) on different host plants. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 17(4): 45–49 (in Chinese) [侯有明, 刘绍友, 周靖华, 胡作栋, 胡美绒, 赵耀先. 1999. 不同寄主植物上桃蚜种群动态的研究. *干旱地区农业研究*, 17(4): 45–49]
- Kim JK, Won YJ, Nikoh N, Nakayama H, Han SH, Kikuchi Y, Rhee YH, Park HY, Kwon JY, Kurokawa K, et al. 2013. Polyester synthesis genes associated with stress resistance are involved in an insect-bacterium symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(26): 2381–2389
- 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 (in Chinese) [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]
- Liang QF, Liu DD, Liu TX. 2018. Intraspecific host discrimination and intrinsic competition in parasitoid *Aphidius gifuensis* Ashmead (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Journal of Plant Protection*, 45(2): 187–193 (in Chinese) [梁启富, 刘冬冬, 刘同先. 2018. 烟蚜茧蜂种内寄主识别与内部竞争. *植物保护学报*, 45

- (2): 187–193]
- Liu YH. 2016. Role of symbionts in using nitrogen nutrition of host plants and defending against stresses: a case study for *Myzus persicae*. Ph. D Thesis. Yangling: Northwest A&F University (in Chinese) [刘艳红. 2016. 共生菌在提高桃蚜利用寄主植物氮营养及防御能力中的作用. 博士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学]
- Liu YH, Kang ZW, Guo Y, Zhu GS, Rahman Shah MM, Song Y, Fan YL, Jing XF, Liu TX. 2016. Nitrogen hurdle of host alternation for a polyphagous aphid and the associated changes of endosymbionts. *Scientific Reports*, 6: 24781
- Liu YH, Ma RY, Liu TX. 2018. Diversity of endosymbionts in viviparous females of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) collected on different host plants from distinct regions in China and in different morphs collected on peach trees. *Journal of Plant Protection*, 45(4): 679–688 (in Chinese) [刘艳红, 马瑞燕, 刘同先. 2018. 不同地区不同寄主植物上孤雌桃蚜及不同蚜型桃蚜共生菌的多样性. 植物保护学报, 45(4): 679–688]
- McLean AHC, Parker BJ, Hrček J, Henry LM, Godfray HCJ. 2016. Insect symbionts in food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1702): 20150325
- Montllor CB, Maxmen A, Purcell AH. 2002. Facultative bacterial endosymbionts benefit pea aphids *Acyrtosiphon pisum* under heat stress. *Ecological Entomology*, 27(2): 189–195
- 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, 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
- Oliver KM, Moran NA, Hunter MS. 2005. Variation in resistance to parasitism in aphids is due to symbionts not host genotype. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(36): 12795–12800
- 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 of the United States of America*, 100(4): 1803–1807
- Paredes JC, Herren JK, Schüpfer F, Lemaitre B. 2016. The role of lipid competition for endosymbiont-mediated protection against parasitoid wasps in *Drosophila*. *mBio*, 7(4): e01006-16
- Russell JA, Moran NA. 2006. Costs and benefits of symbiont infection in aphids: variation among symbionts and across temperatures. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1586): 603–610
- Schmid M, Sieber R, Zimmermann YS, Vorburger C. 2012. Development, specificity and sublethal effects of symbiont-conferred resistance to parasitoids in aphids. *Functional Ecology*, 26(1): 207–215
- Shan HW, Liu SS, Liu YQ. 2016. Responses of insect holobionts to unfavorable temperatures. *Journal of Plant Protection*, 43(1): 24–31 (in Chinese) [单红伟, 刘树生, 刘银泉. 2016. 昆虫共生体对不利温度的响应. 植物保护学报, 43(1): 24–31]
- von Burg S, Ferrari J, Müller CB, Vorburger C. 2008. Genetic variation and covariation of susceptibility to parasitoids in the aphid *Myzus persicae*: no evidence for trade-offs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1638): 1089–1094
- Vorburger C, Gehrler L, Rodriguez P. 2010. A strain of the bacterial symbiont *Regiella insecticola* protects aphids against parasitoids. *Biology Letters*, 6(1): 109–111
- Wang SY, Niu YJ, Tang R, Liang NN, Liu TX. 2016. Feeding and parasitic functional responses of the parasitoid *Aphelinus asychis* Walker to green peach aphid *Myzus persicae* (Sulzer). *Journal of Plant Protection*, 43(2): 267–274 (in Chinese) [王圣印, 牛雨佳, 唐睿, 梁宁宁, 刘同先. 2016. 短翅蚜小蜂对桃蚜的取食和寄生功能反应. 植物保护学报, 43(2): 267–274]
- Wei G, Bai L, Qu S, Wang SB. 2018. Insect microbiome and their potential application in the insect pest and vector-borne disease control. *Acta Microbiologica Sinica*, 58(6): 1090–1102 (in Chinese) [魏柯, 白亮, 曲爽, 王四宝. 2018. 昆虫共生微生物在病虫害和疾病控制上的应用前景. 微生物学报, 58(6): 1090–1102]
- Wernegreen JJ. 2012. Mutualism meltdown in insects: bacteria constrain thermal adaptation. *Current Opinion in Microbiology*, 15(3): 255–262
- Xu HX, Zheng XS, Liu SP, Ye GY, Lü ZX. 2009. The role of endosymbionts in insect host resistance against adverse factors. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(3): 350–354 (in Chinese) [徐红星, 郑许松, 刘淑平, 叶恭银, 吕仲贤. 2009. 昆虫内共生菌在昆虫防御中的作用. 昆虫知识, 46(3): 350–354]
- Ye ZP, Vollhardt IMG, Parth N, Rubbmark O, Traugott M. 2018. Facultative bacterial endosymbionts shape parasitoid food webs in natural host populations: a correlative analysis. *Journal of Animal Ecology*, 87(5): 1440–1451
- Zhang LJ, Li YY, Ma RY, Zhao ZG, Liu TX. 2015. Performance and morphological differentiation of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) on three types of host plants. *Acta Ecologica Sinica*, 35(5): 1547–1553 (in Chinese) [张利军, 李丫丫, 马瑞燕, 赵志国, 刘同先. 2015. 3种寄主上桃蚜的选择性及形态分化. 生态学报, 35(5): 1547–1553]
- Zhang Y, Zhang YB, Zhang J, Guo JY, Guo JY, Liu H, Wan FH. 2016. Advances of the secondary endosymbionts in sap-feeding insects. *Journal of Biosafety*, 25(2): 92–98, 122 (in Chinese) [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, 122]

(责任编辑:张俊芳)