

南方水稻黑条矮缩病毒对白背飞虱内共生菌群落的影响

吕军¹, 程琴², 李超³, 康奎^{3*}

(1. 茅台学院食品科学与工程系, 贵州仁怀 564507; 2. 茅台学院质量监测与评估中心, 贵州仁怀 564507; 3. 遵义师范学院生物与农业科技学院, 贵州遵义 563006)

摘要: 南方水稻黑条矮缩病毒 (Southern rice black-streaked dwarf virus, SRBSDV) 是一种仅通过白背飞虱 *Sogatella furcifera* 介导传播的病毒, 造成了严重的水稻产量损失。白背飞虱作为唯一的传播媒介, 其携带 SRBSDV 后对体内共生菌的影响尚不清楚。为探究 SRBSDV 对白背飞虱内共生菌群落结构的影响, 本研究首先利用感染 SRBSDV 的水稻饲养白背飞虱, 并通过特异性引物扩增测序方法确认飞虱是否携带病毒。随后采用 16S rDNA 测序技术对飞虱体内的共生菌进行了深入分析。结果显示, 白背飞虱体内的共生菌包含 34 个分类单元, 涵盖 19 个不同的种属。尽管携带 SRBSDV 并未显著影响共生菌的物种丰富度, 但感染后共生菌的物种均匀度出现了显著下降。此外, 未感染 SRBSDV 的白背飞虱中, *Wolbachia* 和 *Cardinium* 是主要的内生菌。然而, 在感染 SRBSDV 后, *Cardinium* 的相对含量显著减少, 而 *Wolbachia*、*Stenotrophomonas*、*Thauera* 和 *Pseudonocardia* 的相对含量则显著增加。特别是 *Wolbachia*, 其在内生菌中成为了优势种群。这些发现为理解 SRBSDV 如何影响白背飞虱内共生菌的群落结构提供了重要信息, 并可能对揭示 SRBSDV 传播的生态学机制有所助益, 为进一步的研究提供了新的视角。

关键词: 南方水稻黑条矮缩病毒; 白背飞虱; 水稻; 16S rDNA; 共生菌

The impact of Southern rice black-streaked dwarf virus (SRBSDV) on commensal bacteria in White-Backed Planthoppers (WBPH)

LV Jun¹, CHENG Qin², LI Chao³, KANG Kui^{3*} (1. Department of Food Science and Engineering, Moutai institute, Renhuai 564507, Guizhou Province, China; 2. Quality Monitoring and Evaluation Center of Moutai institute, Renhuai 564507, Guizhou Province, China; 3. School of Biology and Agricultural Technology, Zunyi Normal University, Zunyi 563006, Guizhou Province, China)

Abstract: The Southern rice black-streaked dwarf virus (SRBSDV) is a virus that is transmitted solely through the white-backed planthopper (WBPH), causing severe losses in rice production. As the sole vector for SRBSDV transmission, the impact of the virus on the commensal bacteria within the WBPH remains unclear. To explore the impact of SRBSDV on the structure of the commensal bacterial community within the WBPH, this study first used rice infected with SRBSDV to feed the WBPH and confirmed the presence of the virus in the WBPH using a specific primer amplification sequencing method. Subsequently, 16S rDNA sequencing technique was employed for an in-depth analysis of the symbiotic bacteria within the WBPH. The results showed that the symbiotic bacteria within the WBPH included 34 taxonomic units, encompassing 19 different genera. Although carrying SRBSDV did not significantly affect the species richness of the symbiotic bacteria, the species evenness of the symbiotic bacteria significantly decreased after infection. In addition, in the WBPH not infected with SRBSDV, *Wolbachia* and *Cardinium* were the main commensal bacteria. However, after infection with SRBSDV, the relative abundance of *Cardinium* significantly decreased, while the relative abundance of *Wolbachia*, *Stenotrophomonas*, *Thauera*, and *Pseudonocardia* significantly increased. In particular, *Wolbachia* became the

基金项目: 遵义师范学院博士科研启动基金 (遵师 BS[2019]24 号); 遵义市科技计划项目 (遵市科合 HZ 字 (2023) 118 号)

作者简介: 吕军, 男, 1992 年生, 贵州遵义人, 博士, 讲师, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: lyuj123@yeah.net

*通讯作者 Author for correspondence: 康奎, 男, 1988 年生, 博士, 副教授, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: hzausgk@163.com

收稿日期 Received: 2024-03-07; 接受日期 Accepted: 2024-05-23

dominant group among the commensal bacteria. These findings provide important information for understanding how SRBSDV affects the community structure of commensal bacteria within the WBPH and may contribute to revealing the ecological mechanisms of SRBSDV transmission, offering a new perspective for further research.

Key words: SRBSDV; *Sogatella furcifera*; rice; 16S rDNA; commensal bacteria

南方水稻黑条矮缩病毒 (Southern rice black-streaked dwarf virus, SRBSDV) 可感染多种植物, 目前已知的寄主有水稻、玉米、薏米、稗草、小麦、高粱和水莎草等多种植物 (朱俊子等, 2012), 严重威胁我国的农业经济发展和粮食安全。水稻感染 SRBSDV 后表现为植株矮化、分蘖增多、叶色深绿, 病株后期茎秆呈黑褐色, 根系不发达的症状, 严重时会引起水稻的死亡 (胡奎等, 2016)。

据报道, 在水稻上的传播目前只能依靠白背飞虱 *Sogatella furcifera* 进行传播。SRBSDV 通过白背飞虱取食感染植株进入肠道, 经过消化吸收和循环系统进入唾液腺体内, 并在白背飞虱体内增殖, 而后再由白背飞虱取食其它植株进行传播 (周国辉等, 2010); SRBSDV 无法由母代通过卵垂直传播给子代, 只能通过子代若虫取食感染 SRBSDV 的植株来获取该病毒 (曹杨等, 2011)。根据 SRBSDV 在白背飞虱体内的发育时间, 该病毒的传播途径可分为持久传毒、非持久传毒和半持久传毒三类。研究发现, SRBSDV 侵染寄主白背飞虱会提高寄主适应性, 使感染 SRBSDV 的白背飞虱发育周期变长、产卵量降低。此外, 带毒水稻饲养的白背飞虱成虫寿命更长、繁殖力更高、蜜露分泌更多 (Lei *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2014)。近年来, 虽然有关 SRBSDV 对白背飞虱生态影响的研究已有一些报道, 但在生理生化领域的研究还比较匮乏。杨洪等 (2019) 的研究表明, 白背飞虱取食感染病稻株后, 其成虫和若虫体内的羧酸酯酶 (CarE) 和酸性磷酸酯酶 (ACP) 活性受到显著抑制, 进而影响寄主昆虫的生长发育。

共生菌是指寄生在昆虫身体内部, 与宿主昆虫互利共生的细菌。共生菌能够向宿主提供必需的营养物质, 并参与到宿主的物质代谢过程中, 例如共生菌 YLS 为褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 提供多种必需氨基酸 (Xue *et al.*, 2014)。酵母状微生物在白背飞虱的氮素循环中发挥作用, 并向褐飞虱提供甾醇类化合物 (Noda *et al.*, 2003); 此外, 共生菌还会影响宿主的生长发育以及生殖行为, 并可能引起宿主生物学特性的变化, 如 *Asaia* 能促进斯氏按蚊 *Anopheles stephensi* 和冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 幼虫的发育 (Chouaia *et al.*, 2012; Mitraka *et al.*, 2013); 影响宿主的一些生理行为, 如共生菌 *Lactobacillus* 可以通过改变果蝇 *Drosophila melanogaster* 角质层性信息素的水平来影响交配选择 (Sharon *et al.*, 2010); 共生细菌 *Walachia* 和 *Cardinium* 两者均能调控白背飞虱的生殖, 且 *Cardinium* 能够缩短白背飞虱若虫的发育时间 (Zhang *et al.*, 2012a, 2012b)。此外, 共生菌还能起到保护宿主安全的效用, 如减少来自宿主天敌和捕食者对宿主昆虫的迫害, 增加宿主对不耐受环境的抵抗力, 加强宿主昆虫不被病原微生物的侵害的能力。

本试验利用 16S rDNA 高通量测序技术分析携带 SRBSDV 和未携带 SRBSDV 白背飞虱体内共生细菌的群落及多样性, 并使用 RT-PCR 方法进行验证, 以期探明 SRBSDV 对其寄主体内共生菌种群结构的影响, 为阐明南方水稻黑条矮缩病毒传播的生态学机制提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

白背飞虱采集自遵义市辖区内田间水稻地区, 并在温度 $28^{\circ}\text{C}\pm 1^{\circ}\text{C}$ 、相对湿度 RH $60\%\pm 10\%$ 、光照: 黑暗=16 h: 8 h 的条件下用感虫水稻 TN-1 进行饲养。SRBSDV 来源于广东韶关采集的白背飞虱携带, 并通过取食获得带 SRBSDV 的 TN-1 水稻。

1.2 试验方法

1.2.1 测序样品准备

首先，从饲养在携带 SRBSDV 的水稻植株中采集若虫，并将其转移到新的正常（非 SRBSDV）TN-1 三叶期水稻中，培养 2 d 或 3 d，即获得带 SRBSDV 的 TN-1 水稻。随后，清除植株上的带病毒的白背飞虱，然后将实验室培养的未携带病毒的 4 龄 1 d 白背飞虱若虫放入其中，并将其饲养至成虫。从中取出羽化时间在 24 h 内的雌性成虫，这些成虫即为携带 SRBSDV 的白背飞虱（Viruliferous WBPH, V-WBPH）。另外，将实验室培养的未携带病毒的 4 龄 1 d 白背飞虱若虫接种到正常的 TN-1 三叶期水稻植株上，饲养至成虫。同样地，取出羽化时间在 24 h 内的雌性成虫，这些成虫即为未携带 SRBSDV 的白背飞虱（Non-Viruliferous WBPH, NV-WBPH）。每组取 60 头白背飞虱，设置 6 个重复，每个重复包括 10 头白背飞虱。

1.2.2 核酸提取及病毒检测

白背飞虱的核酸提取使用 DNA 和 RNA 共提取试剂盒（QIAGEN, 80284）进行。核酸质量采用 2% 的琼脂糖电泳检测。纯度和浓度使用 NanoDrop™ 2000 进行测定。病毒检测参考王强等(2012)的方法,根据 SRBSDV 的 S10 序列设计检测引物,使用一步法双重 RT-PCR 方法进行病毒检测。具体引物序列见表 1。

表 1 SRBSDV 检测引物序列
Table 1 Specific primer for SRBSDV

引物 Primers	引物序列 (5'-3') Primer sequence (5'-3')
S10-F	CGCGTCATCTCAAACACTACAG
S10-R	TTGTCAGCATCTAAAGCGC

1.2.3 内共生菌群测序

以 DNA 为模板进行 16S V4 区扩增。扩增后按照 NEBNext® Ultra™ DNA Library Prep Kit for Illumina® 标准流程进行建库操作,并使用 Illumina HiSeq 2500 平台对构建的扩增子文库进行 PE250 测序,每个处理测 6 个重复。

1.2.4 测序数据分析

将数据进行预处理后,进行 OTU 及物种群落分析,基于均一化的 OTU 丰度表分别计算菌群丰富度 (species richness) 指数和菌群多样性 (species diversity) 指数,同时计算系统发育多样性的指数等菌群的各项指数。另外,基于均一化的 OTU 丰度表,通过进行不同组别间群落结构差异的显著性分析和物种差异的显著性分析,可以确定存在显著差异的微生物种类。

1.2.5 差异内共生菌验证

根据上述筛选出的差异共生菌种类,在 NCBI (www.ncbi.nlm.nih.gov/) 上获取其序列后,设计其特异性的引物检测共生菌含量。从 1.2.1 中两组白背飞虱种群中各抽取 15 头羽化 24 h 内的成虫进行总 DNA 提取,使用半定量法检测其差异内共生菌的含量,具体引物序列见表 2。

表 2 白背飞虱共生细菌诊断 PCR 所使用的引物
Table 2 PCR primer used in the identification of bacterial symbionts in WBPH

共生菌 Symbiont	引物 Primer	引物序列 (5'-3') Primer sequence (5'-3')
<i>Wolbachia</i>	wsp-81F	TGGTCCAATAAGTGATGAAGAAAC
	wsp-691R	AAAAATTAAACGCTACTCCA

<i>Thauera</i>	Tha-F	CAGGCGGTTTGCTAAGAC
	Tha-R	CTACGCATTTCACTGCTACC
<i>Cardinium</i>	Car-F	GCGGTGTAAAATGAGCGTG
	Car-R	ACCTCTTCTTAACTCAAGCCT
<i>Stenotrophomonas</i>	Ste-F	GTGCGTAGGTGGTCGTTT
	Ste-R	TCTAATCCTGTTTGCTCCC
<i>Pseudonocardia</i>	Pse-F	AACTGGAAGCCCTGTGGA
	Pse-R	GAACTCAAGTGATGCCCGTAT

2 结果与分析

2.1 白背飞虱体内 SRBSDV 病毒检测

利用 SRBSDV 的 S10 序列设计检测引物，使用 RT-PCR 方法进行病毒检测。检测结果如图 1 所示，携带 SRBSDV 的白背飞虱（Viruliferous WBPH, V-WBPH）在 100~250 bp 之间扩增出了一条单一条带（1~6 泳道），而未携带 SRBSDV 的白背飞虱（Non-Viruliferous WBPH, NV-WBPH）没有扩增出相应的条带（7~12 泳道）。该结果表明，用于后期共生菌检测的样品是可靠的。

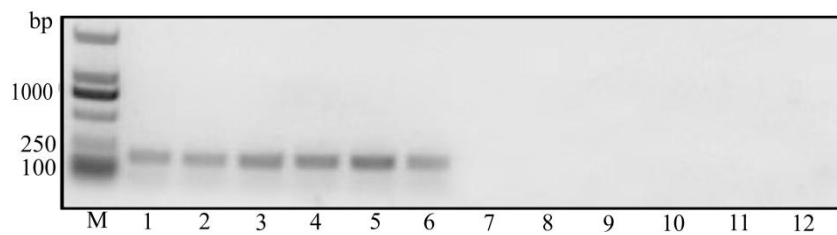


图 1 两组白背飞虱体内 SRBSDV 检测的电泳图

Fig. 1 Electropherograms of in vivo SRBSDV detection in two groups of WBPH

2.2 内共生菌种属统计

OUT 聚类分析表明，白背飞虱内共生菌种群的同源性阈值 97%，共 34 个分类单元，其中共有 OTU 为 7 个，V-WBPH 组有 12 个特有 OTU，NV-WBPH 组特有 OTU 为 15 个（图 2）。属的分类鉴定结果表明，34 个分类单元归属于 19 个属（表 3）。

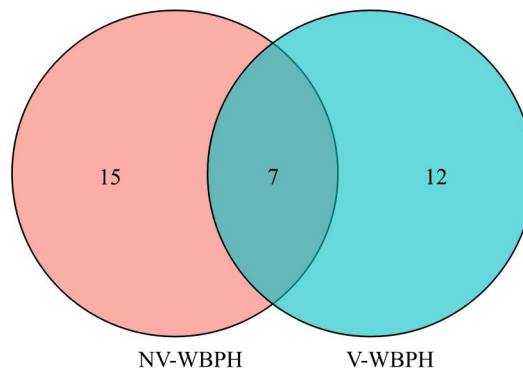


图 2 白背飞虱内生菌的 OTU Venn 图

Fig. 2 OTU Venn diagram of endophytes in WBPH

表 3 鉴定出的 19 个属

Table 3 The 19 genera identified

序号	中文属名	英文属名
1	/	<i>Cardinium</i>
2	栖水菌属	<i>Enhydrobacter</i>
3	梭菌属	<i>Fusobacterium</i>
4	加德纳氏菌属	<i>Gardnerella</i>
5	食烃菌属	<i>Hydrocarboniphaga</i>
6	氢噬胞菌属	<i>Hydrogenophaga</i>
7	涅瓦河菌属	<i>Nevskia</i>
8	油单胞菌属	<i>Oleomonas</i>
9	副球菌属	<i>Paracoccus</i>
10	席藻属	<i>Phormidium</i>
11	卟啉菌属	<i>Porphyromonas</i>
12	假单胞菌	<i>Pseudomonas</i>
13	假诺卡菌属	<i>Pseudonocardia</i>
14	希瓦氏菌属	<i>Shewanella</i>
15	鞘氨醇杆菌	<i>Sphingobacterium</i>
16	寡养单胞菌属	<i>Stenotrophomonas</i>
17	索氏菌属	<i>Thauera</i>
18	韦荣球菌属	<i>Veillonella</i>
19	沃尔巴克氏菌	<i>Wolbachia</i>

2.3 内共生菌多样性分析

使用 Alpha Diversity 指数对每个样本的多样性和丰富度进行分析（图 3）。Simpson 和 Shannon 指数反映物种的均匀度，指数越大均匀度越高。V-WBPH 组的 Simpson 和 Shannon 指数均显著下降，表明 SRBSDV 的感染导致白背飞虱体内的共生菌的均匀度显著降低（图 3-A、B）。Chao1 和 ACE 指数显示样本的物种丰富度，指数越大丰富度越高。V-WBPH 和 NV-WBPH 组之间没有显著性差异，表明 SRBSDV 对白背飞虱体内共生菌的物种丰富度没有显著性影响（图 3-C、D）。此外，Beta 多样性分析结果表明，内生菌群落的组成在两组样品间差异显著（图 4-A、B）。

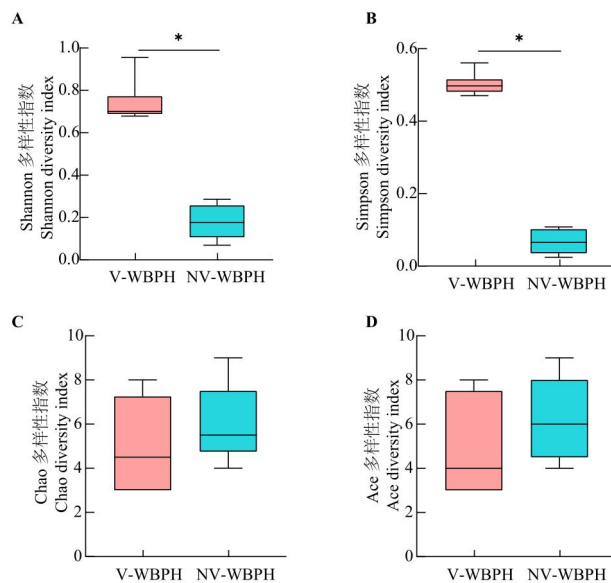


图 3 Alpha Diversity 指数的多样性和丰富度分析.

Fig. 3 Analysis of diversity and richness of alpha diversity index

注：A，Shannon 多样性指数；B，Simpson 多样性指数；C，Chao 多样性指数；D，Ace 多样性指数。图中

*表示差异显著 ($P < 0.05$, t 检验)。Note: A, Shannon Diversity index; B, Simpson diversity index; C, Chao diversity index; D, Ace diversity index. The * in the figure indicated a significant difference ($P < 0.05$, t-test).

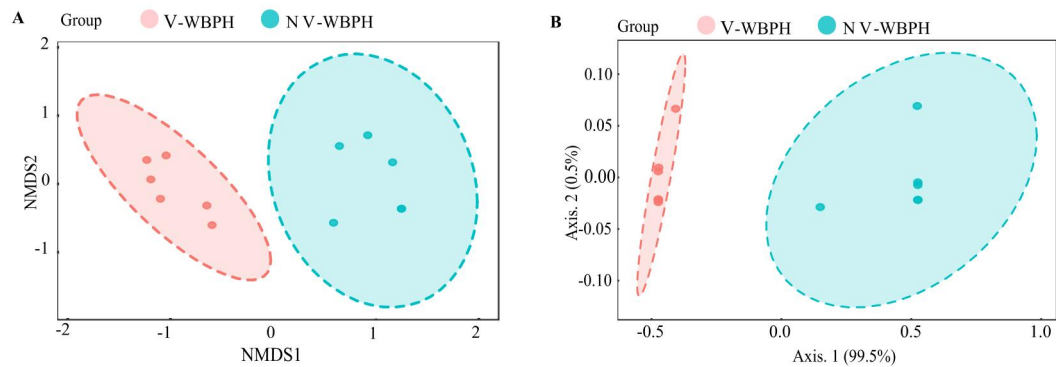


图 4 基于 Bray-Curtis 相似性进行聚类的细菌群落的非度量多维尺度分析

Fig. 4 Non-metric multidimensional scaling analysis of bacterial communities clustered based on Bray-Curtis similarity

注: A, NMDS 分析; B, PcoA 分析。Note: A, NMDS; B, PcoA.

2.4 共生菌群落中物种丰度分析

对白背飞虱共生菌物种进行分析,发现在两组中整体的共生菌种群数量都相对较小,仅有 24 种,有 7 个种未被鉴定(图 5-A),其中 V1~V6 为 V-WBPH 组, C1~C6 为 NV-WBPH 组。*Wolbachia* 和 *Cardinium* 在未被病毒感染的白背飞虱体内丰度较高,占比 96%以上(图 5-A)。被病毒感染后,部分物种共生菌丰度发生了较大变化, *Candidatus Cardinium* 含量显著降低,而 *Wolbachia*、*Stenotrophomonas*、*Thauera*、*Pseudonocardia* 的含量显著升高,其中 *Wolbachia*, 跃升为优势种群(图 5-B)。

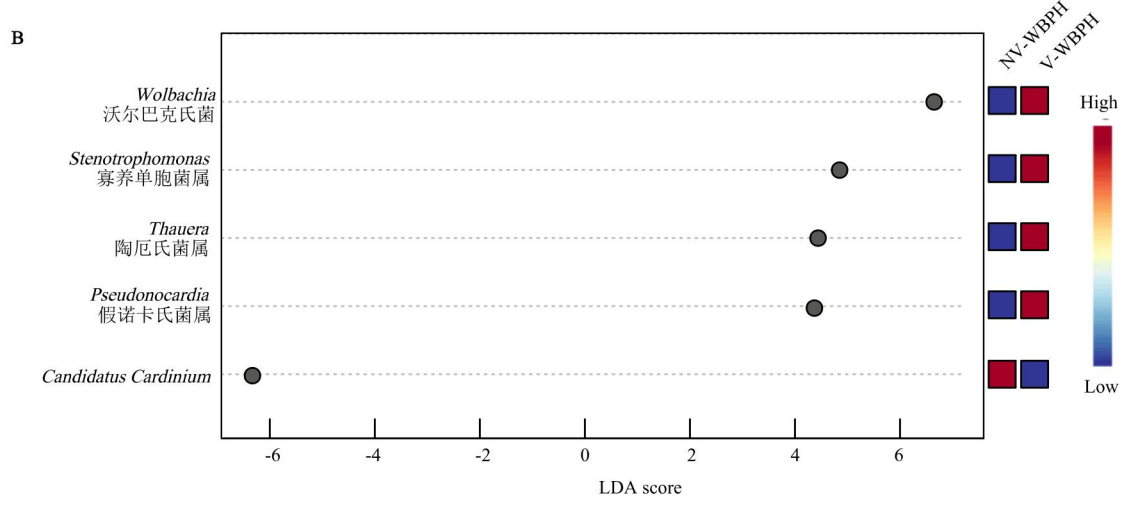
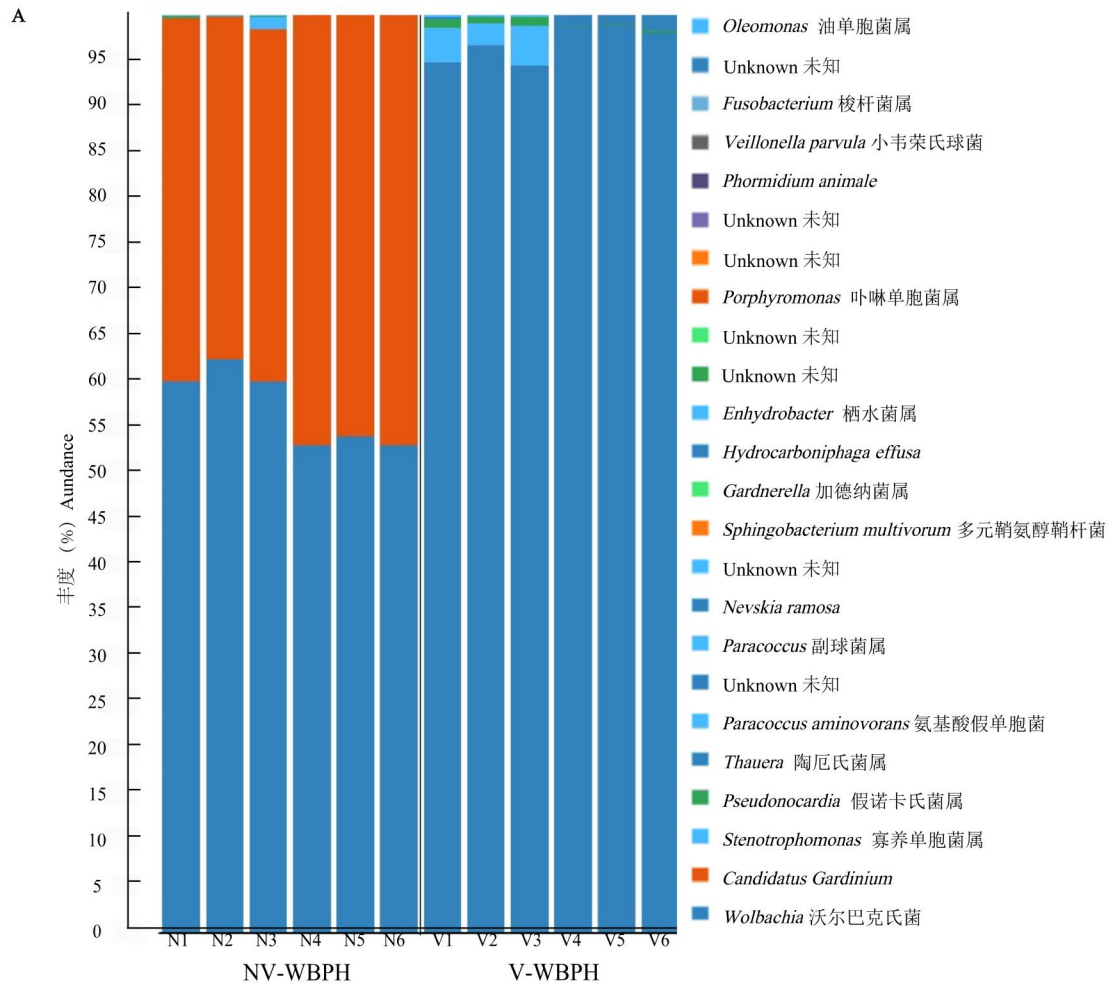


图 5 不同组白背飞虱体内共生菌物种相对丰度

Fig. 5 Analysis of species richness of commensal bacteria in different groups of WBPH

注：A，种水平相对丰度；B，物种差异分析。Note: A, Species-level relative abundance; B, Analysis of species differences.

2.5 差异共生菌种群验证

为验证测序结果，利用半定量方法检测了感染病毒和未感染病毒的白背飞虱体内差异共生菌种群（*Wolbachia*、*Thauera* 和 *Candidatus Cardinium*）的含量。结果表明，与对照组

NV-WBPH 相比, V-WBPH 组的白背飞虱体内中 *Wolbachia* 的提高 5.74 倍, *Thauera* 的含量提高了 1.54 倍, 而 *Candidatus Cardinium* 的含量为 NV-WBPH 组的 0.68 倍 (图 6)。*Stenotrophomonas* 和 *Pseudonocardia* 由于丰度较低, 在半定量中并未检测到 (数据未显示)。

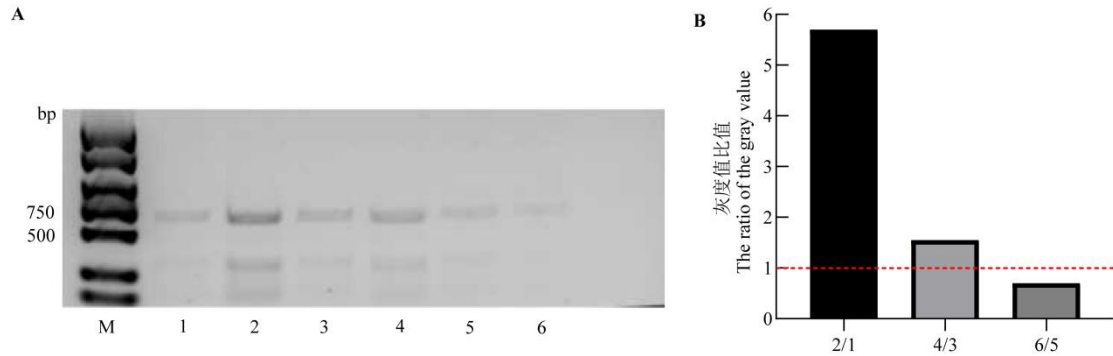


图 6 不同组白背飞虱差异共生菌种群验证

Fig. 6 Verification of different symbiotic species groups of WBPH

注: A, 电泳检测结果; 1 泳道为 *Wolbachia* NV-WBPH 组; 2 泳道为 *Wolbachia* V-WBPH 组; 3 泳道为 *Thauera* NV-WBPH 组; 4 泳道为 *Thauera* V-WBPH 组; 5 泳道为 *Candidatus Cardinium* NV-WBPH 组; 6 泳道为 *Candidatus Cardinium* V-WBPH 组; B, 灰度值比值。灰度值是基于一图中条带, 比值为 V-WBPH 组 / NV-WBPH 组。Note: A, Results of electrophoresis. 1, *Wolbachia* NV-WBPH; 2, *Wolbachia* V-WBPH; 3, *Thauera* NV-WBPH; 4, *Thauera* V-WBPH; 5, *Candidatus Cardinium* NV-WBPH; 6, *Candidatus Cardinium* V-WBPH; B, Ratios of the gray value of electrophoresis. The gray value was based on the band in Fig.6-A, and the ratio was in the V-WBPH group / NV-WBPH group.

3 结论与讨论

本研究通过微生物群落测序发现, 白背飞虱体内的共生菌可分为 34 个分类单元, 共 19 个属。携带 SRBSDV 的白背飞虱与不携带 SRBSDV 的白背飞虱体内的共生菌菌落的物种丰富度没有显著性差异 (图 3), 这说明 SRBSDV 对白背飞虱体内的共生菌物种没有灭绝性影响。共生菌种群差异分析表明, 携带 SRBSDV 的白背飞虱体内 *Cardinium* 的含量显著降低, 而 *Wolbachia*、*Stenotrophomonas*、*Thauera*、*Pseudonocardia* 的含量显著升高, 其中 *Wolbachia* 的含量占比达到 96% 以上, 成为优势种群 (图 5-B)。这表明 SRBSDV 对白背飞虱体内的共生菌群落生态造成了一定的影响, 使白背飞虱体内的共生菌种群的含量发生改变。

SRBSDV 通过白背飞虱以持久、循环、增殖型方式进行高效传毒 (Pu *et al.*, 2012), 严重危害水稻安全。SRBSDV 促进了 *Wolbachia* 在白背飞虱体内的繁殖, 大幅度增加了该菌群在白背飞虱体内的分布数量。这也许是白背飞虱的机体保护机制。一些研究表明, *Wolbachia* 菌能够为某些双翅目昆虫宿主提供防护 (王哲等, 2011)。例如, *Wolbachia* 能显著减少登革热病毒和奇孔古尼亚热病毒在埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 中的含量 (Moreira *et al.*, 2009a, 2009b; Bian *et al.*, 2010)。同时 *Wolbachia* 可增强果蝇、致乏库蚊 *Culex quinquefasciatus* 和埃及伊蚊对 RNA 病毒的抵抗能力 (Hedges *et al.*, 2008, Teixeira *et al.*, 2008, Glaser and Meola, 2010)。白背飞虱可能通过调控 *Wolbachia* 菌的上升来抵御 SRBSDV 带来的不良影响。而对 *Cardinium* 的影响则是相反的, 该菌群在感染 SRBSDV 的白背飞虱体内的含量占比显著下降 (图 5-B)。*Candidatus Cardinium* 是一种细胞内共生菌, 是第二种被发现影响寄主生殖行为的共生细菌, 大量存在于节肢动物门中的动物中该菌能够影响宿主适合度和改变其宿主的产卵行为, 并且还能诱导宿主雌性化、孤雌生殖和胞质不亲和等异常现象 (张开军, 2012)。

白背飞虱体内的共生菌 *Wolbachia* 和 *Cardinium* 可共同影响白背飞虱胞质不亲和现象 (张向菲, 2012)。白背飞虱只感染 *Cardinium* 的胞质不亲和现象要低于同时感染 *Wolbachia* 和

Cardinium；同时，只有单感染 *Cardinium* 能够诱导白背飞虱胞质不亲和现象，而单感染 *Wolbachia* 是不能诱导白背飞虱胞质不亲和现象（张向菲，2012）。有趣的是，本研究中 SRBSDV 的侵染导致白背飞虱体内的共生菌 *Wolbachia* 丰度升高，而 *Cardinium* 丰度降低（图 5）。按照上述研究结论，SRBSDV 的侵染应该打破了共生菌 *Wolbachia* 和 *Cardinium* 的平衡，减少了胞质不亲和现象，促进白背飞虱繁殖。但有研究表明，SRBSDV 会导致白背飞虱若虫的发育历期延长，雌虫产卵量下降（Lei *et al.*, 2014; Xu *et al.*, 2014）。我们猜测，其它共生菌 *Stenotrophomonas*、*Thauera*、*Pseudonocardia* 可能也参与了白背飞虱的生殖调控。

研究昆虫携带植物病毒后，病毒与昆虫体内内共生菌的关系以及对昆虫生理状态的影响，能为理解昆虫传播病毒的具体机制提供重要信息。当昆虫摄取感染病毒的植物时，病毒会进入其肠道，经过消化系统的吸收后进入循环系统，进而扩散至昆虫的各个组织。特别是当病毒进入昆虫的唾液腺后，它们可以通过昆虫的取食行为传播给其他植物，从而完成整个传播过程。此外，在这个过程中，植物病毒对昆虫的生理状态也有一定影响。研究病毒、共生菌与宿主昆虫之间的相互关系，通过外源手段调控共生菌数量，可用于防治害虫和病毒的传播。

参考文献（References）

- Bian GW, Xu Y, Lu P, *et al.* The endosymbiotic bacterium *Wolbachia* induces resistance to dengue virus in *Aedes aegypti* [J]. *PLoS Pathogens*, 2010, 6: e1000833.
- Cao Y, Pan F, Zhou Q, *et al.* Transmission characteristics of *Sogatella furcifera*: A vector of the Southern rice black-streaked dwarf virus [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2011, 48 (5): 1314-1320. [曹杨, 潘峰, 周倩, 等. 南方水稻黑条矮缩病毒介体昆虫白背飞虱的传毒特性 [J]. 应用昆虫学报, 2011, 48 (5): 1314-1320]
- Chouaia B, Rossi P, Epis S, *et al.* Delayed larval development in *Anopheles mosquitoes* deprived of *Asaia* bacterial symbionts [J]. *BMC Microbiology*, 2012, 12(Suppl 1): S2.
- Conor JM, Roxanna VL, Bodil NC, *et al.* Stable introduction of a life-shortening *Wolbachia* infection into the mosquito *Aedes aegypti* [J]. *Science*, 2009, 323 (5910): 141-144.
- Glaser RL, Meola MA. The native *Wolbachia* endosymbionts of *Drosophila melanogaster* and *Culex quinquefasciatus* increase host resistance to West Nile virus infection [J] *PLoS One*, 2010, 5 (8): e11977.
- Hedges LM, Brownlie JC, O'Neill SL, *et al.* *Wolbachia* and virus protection in insects [J]. *Science*, 2008, 322 (5902): 702-702.
- Hu K, He HL, Ding WB, *et al.* The interactions among Southern rice black-streaked dwarf virus, white-backed planthopper and rice [J]. *Insect Research of Central China*, 2016, 12: 76-84. [胡奎, 贺华良, 丁文兵, 等. 南方水稻黑条矮缩病毒-白背飞虱-水稻的互作关系 [J]. 华中昆虫研究, 2016, 12: 76-84]
- Jeremy CB, Bodil NC, Markus R, *et al.* Evidence for metabolic provisioning by a common invertebrate endosymbiont, *Wolbachia pipientis*, during periods of nutritional stress [J]. *PLoS Pathogens*, 2009, 5 (4): e1000368.
- Lei WB, Liu DF, Li P, *et al.* Interactive effects of Southern rice black-streaked dwarf virus infection of host plant and vector on performance of the vector, *Sogatella furcifera* (Homoptera: Delphacidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2014, 107 (5): 1721-1727.
- Mitraka E, Stathopoulos S, Siden-Kiamos I, *et al.* *Asaia* accelerates larval development of *Anopheles gambiae* [J]. *Pathogens and Global Health*, 2013, 107 (6): 305-311.
- Moreira LA, Iturbe-Ormaetxe I, Jeffery JA, *et al.* A *Wolbachia* symbiont in *Aedes aegypti* limits infection with dengue, *Chikungunya*, and *Plasmodium* [J]. *Cell*, 2009, 139 (7): 1268-1278.
- Noda H, Koizumi Y. Sterol biosynthesis by symbiotes: cytochrome P450 sterol C-22 desaturase genes from yeastlike symbiotes of rice planthoppers and anobiid beetles [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2003, 33 (6): 649-658.
- Pu LL, Xie GH, Ji CY, *et al.* Transmission characteristics of Southern rice black-streaked dwarf virus by rice planthoppers [J]. *Crop Protection*, 2012, 41: 71-76.
- Sharon G, Segal D, Ringo JM, *et al.* Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 107 (46): 20051-20056.
- Teixeira L, Ferreira A, Ashburner M. The bacterial symbiont *Wolbachia* induces resistance to RNA viral infections in *Drosophila melanogaster* [J]. *PLoS Biology*, 2008, 6 (12): e1000002.
- Wang Q, Zhou GH, Zhang SG. Detection of Southern rice black-streaked dwarf virus using one-step dual RT-PCR [J]. *Journal of Plant Pathology*, 2012, 42 (1): 84-87. [王强, 周国辉, 张曙光. 南方水稻黑条矮缩病毒一步双重 RT-PCR 检测技术及其应用 [J]. 植物病理学报, 2012, 42 (1): 84-87]
- Wang Z, Qiao GX. Current research trends on the endosymbiont *Wolbachia* in insects [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2011, 48 (6): 1823-1834. [王哲, 乔格侠. *Wolbachia* 与昆虫寄主关系研究进展 [J]. 应用昆虫学报, 2011, 48 (6): 1823-1834]
- Xu HX, Xiaochan, Zheng XS, *et al.* Southern rice black-streaked dwarf virus directly affects the feeding and reproduction behavior of its vector, *Sogatella furcifera* (Homoptera: Delphacidae) [J]. *Virology Journal*, 2014, 11: 55
- Xue J, Zhou X, Zhang CX, *et al.* Genomes of the rice pest brown planthopper and its endosymbionts reveal complex complementary contributions for host adaptation [J]. *Genome Biology*, 2014, 15 (12): 521.
- Yang H, Jiang DC, Jin DC, *et al.* Effects of Southern rice black streaked dwarf virus on activity of three hydrolases in white-backed planthopper and brown planthopper [J]. *Journal of Mountain Agricultural Biology*, 2019, 38 (2): 43-47, 60. [杨洪, 蒋德春, 金道超, 等. 南方水稻黑条矮缩病对白背飞虱和褐飞虱体内 3 种水解酶活性的影响 [J]. 山地农业生物学报, 2019, 38 (2): 43-47, 60]

- Zhang J, Zheng X, Chen YD, *et al.* Southern rice black-streaked dwarf virus infection improves host suitability for its insect vector, *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2014, 107 (1): 92-97.
- Zhang KJ, Xie RR, Hong XY. Research progress of *Cardinium*, an endocellular symbiont [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2010, 33 (5): 1-11. [张开军, 谢蓉蓉, 洪晓月. 胞内共生菌 *Cardinium* 的研究进展 [J]. 南京农业大学学报, 2010, 33 (5): 1-11]
- Zhang KJ, Zhu WC, Liu J, *et al.* Double infection of *Wolbachia* and *Cardinium* in the white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2012, 55 (12): 1345-1354. [张开军, 朱文超, 刘静, 等. 白背飞虱中的 *Wolbachia* 和 *Cardinium* 双重感染特性 [J]. 昆虫学报, 2012, 55 (12): 1345-1354]
- Zhang XF, Zhao DX, Hong XY. *Cardinium*-the leading factor of cytoplasmic incompatibility in the planthopper *Sogatella furcifera* doubly infected with *Wolbachia* and *Cardinium* [J]. *Environmental Entomology*, 2012, 41 (4): 833-840.
- Zhang XF, Zhao DX, Li HS, *et al.* Expression of cytoplasmic incompatibility and host fitness effects in field populations of *Sogatella furcifera* infected with *Cardinium* [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2012, 105 (6): 2161-2166.
- Zhang XF. Effects of Endosymbionts *Wolbachia* and *Cardinium* on the Reproduction and Fitness of the White-backed Planthopper (*Sogatella furcifera*) [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University Ph.D Thesis, 2012. [张向菲. 2012. 共生菌 *Wolbachia* 和 *Cardinium* 对白背飞虱生殖及适合度的影响 [D]. 南京: 南京农业大学博士论文, 2012]
- Zhou GH, Zhang SG, Zou SF, *et al.* Occurrence and damage analysis of a new rice dwarf disease caused by Southern rice black-streaked dwarf virus [J]. *Plant Protection*, 2010, 36 (2): 144-146. [周国辉, 张曙光, 邹寿发, 等. 水稻新病害南方水稻黑条矮缩病发生特点及危害趋势分析 [J]. 植物保护, 2010, 36 (2): 144-146]
- Zhu JZ, Zhou Q, Cui Y, *et al.* New natural host of Southern rice black-streaked dwarf virus [J]. *Journal of Hunan Agricultural University*, 2012, 38 (1): 58-60. [朱俊子, 周倩, 崔亚, 等. 南方水稻黑条矮缩病毒的新的自然寄主 [J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2012, 38 (1): 58-60]