

乐文静, 史文琦, 季英华, 等. 灰飞虱体内 *Wolbachia* 的感染与其携带水稻条纹病毒的相关性分析 [J]. 南京农业大学学报, 2011, 34(1): 46

- 50

灰飞虱体内 *Wolbachia* 的感染与其携带水稻条纹病毒的相关性分析

乐文静^{1,2}, 史文琦^{2,3}, 季英华², 周益军^{2*}

(1. 南京师范大学生命科学学院, 江苏 南京 210046; 2. 江苏省农业科学院植物保护研究所, 江苏 南京 210014; 3. 扬州大学园艺与植物保护学院, 江苏 扬州 225009)

摘要: 使用斑点免疫结合试验 (DIBA) 和 PCR 法分别对灰飞虱体内水稻条纹病毒 (rice stripe virus RSV) 和沃尔巴克氏体 (*Wolbachia*) 的感染特点进行研究。结果发现: 灰飞虱体内广泛存在 *Wolbachia* 感染, 但是灰飞虱体内 *Wolbachia* 的感染与其体内携带 RSV 的特点不存在明显的相关性, 同时二者在经卵传播过程中也没有明显的相关性。这暗示了 RSV 和 *Wolbachia* 在灰飞虱体内虽然都可以垂直传播给下一代, 但是二者在传播方式上或者在传播过程中可能是两个相对独立、相互间没有明显影响的过程。

关键词: 灰飞虱; 水稻条纹病毒; *Wolbachia*; 斑点免疫结合试验

中图分类号: S432.4⁺1 文献标志码: A 文章编号: 1000-2030(2011)01-0046-05

Relationship between *Wolbachia* and rice stripe virus infection in *Laodelphax striatellus*

LE Wen-jing^{1,2}, SHI Wen-qi^{2,3}, JI Ying-hua², ZHOU Yi-jun^{2*}

(1. College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210046, China; 2. Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; 3. College of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract The infection of RSV (rice stripe virus) and *Wolbachia* in *Laodelphax striatellus* were detected by DIBA (dot immunobinding assay) and PCR method respectively. Results showed that there was a widespread prevalence of *Wolbachia* infection in *L. striatellus*, but no obvious correlation was observed between RSV and *Wolbachia* infection. Besides, no mutualistic relationship was found during the processes of vertical transmission between RSV and *Wolbachia*. These indicated that the transmission of RSV and *Wolbachia* in *L. striatellus* may be two relatively independent processes, although both RSV and *Wolbachia* could be vertically transmitted to the next generation through the egg.

Key words *Laodelphax striatellus*; rice stripe virus (RSV); *Wolbachia*; dot immunobinding assay (DIBA)

灰飞虱 (*Laodelphax striatellus*) 是一种重要的农业害虫, 在我国广大稻区均有发生, 除直接刺吸寄主汁液外, 还可传播多种植物病毒病, 危害尤甚。近年来在长江中下游稻区肆虐危害的水稻条纹叶枯病, 其主要传播介体就是灰飞虱, 该病仅江苏省 2004 年发病面积就达 157 万 hm^2 , 占江苏水稻种植面积的 79%, 成片水稻失收, 损失惨重。

在自然状态下, 灰飞虱获毒后可以终生带毒, 而且还可以经卵传给下一代。但是不同群体间水稻条纹病毒 (RSV) 的经卵传毒率存在差异。刘海建等^[1] 研究发现: 有的灰飞虱群体经卵传播率非常高, 而有的群体经卵传播率很低, 并据此将灰飞虱与 RSV 的互作关系分为 4 种类型。同时有研究发现, 雌虫的带毒情况对其后代带毒率影响很大: 只要雌虫带毒, 不管雄虫带毒与否, 其后代均带毒; 而雌虫不带毒, 不管雄虫带毒与否, 其后代多不带毒^[2]。

沃尔巴克氏体 (*Wolbachia*) 是至今已知的最广泛的胞内共生菌之一, 在世界范围内大约有 16% 的昆虫

收稿日期: 2009-12-24

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31000841); 国家公益性 (农业) 行业科技专项项目 (201003031); 江苏省科技支撑计划项目 (BE2009385); 江苏省农业科技自主创新资金项目 (CX(10)415 CX(10)207)

作者简介: 乐文静, 硕士研究生。* 通讯作者: 周益军, 研究员, 主要从事植物病毒病害及其传毒介体的研究, Tel: 025-84390391

E-mail: yjzhou@jias.ac.cn

感染了该菌,且这些被感染的昆虫分布于各个重要的目^[3]。这类微生物可以改变宿主的生殖行为,导致胞质不亲和 (cytoplasmic incompatibility, CI)^[4],诱导孤雌生殖 (parthenogenesis inducing PI)^[5]、遗传雄性的雌性化 (feminizing)^[6]、雄性致死 (male-killing)^[7],以及增强雌性繁殖力和雄性生育力 (fecundity and fertility modifying)^[8]。在传播方式上,垂直传播是 *Wolbachia* 在宿主体内的基本传播模式^[9],但它也可在同种宿主的不同个体间通过食物或者体液进行水平传播^[10-11]。在灰飞虱体内,同样也广泛存在 *Wolbachia* 的感染^[12-13],以及胞质不亲和 (CI) 现象的存在^[14]。在垂直传播时,雌性个体的带菌情况对其后代影响很大:只要雌性个体感染 *Wolbachia*,不管雄性个体是否感染,其后代都会被感染;而雌性个体未感染,雄性个体也未感染,则后代表现未感染;若雌性个体未感染,雄性个体感染,则表现胞质不亲和^[14-15]。

由于 RSV 和 *Wolbachia* 在灰飞虱体内垂直传播时存在着相似的特点,而且在使用胶体金标记 RSV 特异性蛋白在灰飞虱体内的亚细胞定位时发现卵内含有大量的胶体金标记,同时也存在大量的共生菌;而在精子中没有发现胶体金标记,也没有发现共生菌^[16]。这暗示了二者可能存在某种关系。本文拟从灰飞虱体内 *Wolbachia* 的感染及其体内携带 RSV 的相关性这一角度进行分析,探讨两种微生物在灰飞虱体内垂直传播过程中的相关性,进而为阐释 RSV 的经卵传播机制进行有益的探索。

1 材料与方法

1.1 供试灰飞虱

灰飞虱采自江苏省内稻田,通过室内饲养筛选得到带毒率较高的灰飞虱群体和无毒灰飞虱群体。

1.2 引物

WSP(编码 *Wolbachia* 的一种表面蛋白 (surface protein),简称 WSP)的扩增引物为 *wsp* 81F: 5'-TGG TCC AAT AAG TGA TGA AGA AAC-3'和 *wsp* 691 R: 5'-AAA AAT TAA ACG CTA CTC CA-3'^[17],扩增片段为 565 bp 左右,由上海生工生物工程有限公司合成。

1.3 试剂

RSV 单克隆抗体 (3B9)为笔者所在实验室制备,二抗 (羊抗鼠 IgG)购自 Sigma公司, dNTPs, *Taq* Plus 购自上海博彩生物科技有限公司,分子质量标准品购自北京天根生化科技有限公司,NC膜购自 Amersham 公司,其他生化试剂均为国产分析纯。

1.4 RSV 与 *Wolbachia* 在灰飞虱体内感染的相关性研究

1.4.1 灰飞虱的处理 带毒灰飞虱:从带毒灰飞虱群体中选取成虫若干,分别放入 200 μ L 的灭菌 eppendorf 管内,加入 20 μ L 双蒸水,用牙签捣成匀浆液。对每头灰飞虱的匀浆液做两种处理:1)用移液枪吸取 10 μ L 至同样的 eppendorf 管内并加入等体积的 2 \times 磷酸盐缓冲液混匀,沉淀 10 min 后取上清液用于 RSV 检测;2)原 eppendorf 管中剩下 10 μ L 匀浆液中加入等体积的 STE 缓冲液,参照文献 [18] 的方法进行处理,作为 PCR 反应的模板用于灰飞虱体内 *Wolbachia* 的检测。试验重复 3 次。

无毒灰飞虱:从无毒灰飞虱群体中抽样检测 RSV 的携带情况,确认无毒后,抽样若干,参照文献 [18] 的方法进行处理,用于 *Wolbachia* 感染率的检测。试验重复 3 次。

1.4.2 DIBA 法检测 RSV 检测方法参照文献 [19],具体步骤如下:1)灰飞虱经过 1.4.1 处理后 5 000 $r \text{ min}^{-1}$ 离心 3 min,取上清液 3 μ L 加样于 NC 膜上,室温晾干;2)将膜浸入 1% 脱脂奶封闭缓冲液中,37 $^{\circ}$ C 封闭 30 min;3)封闭后加入 10 000 \times 的 RSV 单克隆抗体 (3B9),37 $^{\circ}$ C 反应 1.5 h 后取出,用 PBST 洗涤 3 次,每次 3~5 min;4)将膜浸入 5 000 \times 的辣根过氧化物酶标记的羊抗鼠 IgG 中,37 $^{\circ}$ C 反应 1.5 h 后取出,用 PBST 洗涤 3 次,每次 3~5 min;5)将膜浸入底物显色液中,37 $^{\circ}$ C 下反应 20~30 min 显色,自来水冲洗膜,晾干保存。

1.4.3 PCR 检测 *Wolbachia* PCR 反应体系 (总体积为 25 μ L): 14 μ L ddH₂O, 4 μ L 10 \times Mg²⁺ Buffer, 0.5 μ L dNTPs 正向和反向引物各 1.5 μ L, 0.5 μ L *Taq* Plus, 3 μ L DNA 模板。扩增条件为:95 $^{\circ}$ C 5 min; 95 $^{\circ}$ C 50 s; 48 $^{\circ}$ C 50 s; 72 $^{\circ}$ C 1 min, 循环 35 次; 72 $^{\circ}$ C 10 min。PCR 产物用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测。

1.5 RSV 与 *Wolbachia* 在灰飞虱体内经卵传播的相关性研究

1.5.1 灰飞虱的处理 亲代灰飞虱:从高带毒灰飞虱群体中选取腹部刚刚膨大的雌性成虫,单杯单头饲养,待其产卵后,取出雌性成虫,参照 1.4.1 的方法处理,分别用于 RSV 和 *Wolbachia* 的检测。选取同时携带 RSV 和 *Wolbachia* 的群体继续饲养。试验重复 3 次。

F_1 代若虫处理: 卵孵化后, 待灰飞虱若虫长至 3~4 龄, 参照 1.4.1 的方法进行处理, 分别用于 RSV 和 *Wolbachia* 的检测。试验重复 3 次。

1.5.2 RSV 及 *Wolbachia* 的检测 采用 DIBA 法检测 RSV (参见 1.4.2), 采用 PCR 法检测 *Wolbachia* (参见 1.4.3)。

2 结果与分析

2.1 灰飞虱个体携带 RSV 与感染 *Wolbachia* 的相关性

从带毒灰飞虱群体中随机抽取 30 头成虫, 测定其携带 RSV 及 *Wolbachia* 感染的情况。结果发现, 二者不存在一一对应的关系, 携带 RSV 的灰飞虱可能不含 *Wolbachia*, 同样感染 *Wolbachia* 的灰飞虱也可能不含有 RSV (表 1)。因此, 对于个体而言, 灰飞虱体内携带 RSV 与 *Wolbachia* 感染不存在相关性。

表 1 随机抽样检测灰飞虱携带水稻条纹病毒 (RSV) 及感染 *Wolbachia* 的特点

Table 1 The characteristics of rice strip virus (RSV) and *Wolbachia* infection in *Laodelphax striatellus* with random sampling

编号 No	RSV	<i>Wolbachia</i>	编号 No	RSV	<i>Wolbachia</i>	编号 No	RSV	<i>Wolbachia</i>
1	-	-	11	-	+	21	-	+
2	+	-	12	+	+	22	-	-
3	-	-	13	+	+	23	+	-
4	+	-	14	+	+	24	+	-
5	-	+	15	-	+	25	-	+
6	+	+	16	+	-	26	+	+
7	+	-	17	+	+	27	+	-
8	+	+	18	-	+	28	+	-
9	+	-	19	+	-	29	-	-
10	-	+	20	-	+	30	+	+

注: +: 阳性 Positive; -: 阴性 Negative The same as follows

2.2 灰飞虱群体携带 RSV 与感染 *Wolbachia* 的相关性

2.2.1 无毒灰飞虱群体 *Wolbachia* 感染的特点 对实验室内饲养的无毒灰飞虱群体经 DIBA 法验证后对其体内 *Wolbachia* 的感染情况进行检测, 3 次重复的结果显示: 群体内灰飞虱的 *Wolbachia* 感染率为 50% ~ 60% (表 2)。

表 2 无毒灰飞虱群体带菌率分析结果

Table 2 The prevalence of *Wolbachia* in nonviruliferous group of *L. striatellus*

重复 Repeat	总样本数 Number of samples	<i>Wolbachia</i> 感染个体数 Number of <i>Wolbachia</i> infection	带菌率 % Rate of <i>Wolbachia</i>
1	96	54	56.25
2	96	52	54.17
3	96	55	57.29
均值 Average	96	54	56.25

2.2.2 带毒灰飞虱群体 *Wolbachia* 感染的特点 对实验室内筛选的高带毒灰飞虱群体使用 DIBA 法和 PCR 法分别检测其带毒情况和带菌情况, 结果发现: 带毒率高的群体, 未必有高的带菌率; 而带毒率低的灰飞虱群体, 带菌率未必低 (表 3)。与无毒灰飞虱群体相比较, 灰飞虱的带菌率略有上升, 但是不明显。对 3 次重复的结果进行 SPSS 软件分析, 结果显示: 高带毒灰飞虱群体的带毒率与带菌率之间相关系数为 0.745 (< 0.9), 即二者间没有明显的相关性。因此, 从群体 (混合群体) 来看, 灰飞虱的带毒率与带菌率间没有明显的相关性。

表 3 高带毒灰飞虱群体带毒率和带菌率的分析结果

Table 3 The prevalence of *Wolbachia* and RSV in viruliferous group with high percentage of RSV infection

重复 Repeat	总样本数 Number of samples	携带 RSV 个体数 Number of RSV infection	带毒率 % Rate of RSV	<i>Wolbachia</i> 感染个体数 Number of <i>Wolbachia</i> infection	带菌率 % Rate of <i>Wolbachia</i>
1	96	58	60.42	53	55.21
2	96	74	77.08	65	67.71
3	96	81	84.38	60	62.50

由于高带毒灰飞虱群体中还有无毒灰飞虱群体的干扰, 筛选出带毒率 100% 的灰飞虱, 并对其 *Wolba-*

ch 的感染特点进行分析。结果显示, 100% 带毒的灰飞虱群体中 *Wolbachia* 的感染表现 (表 4) 与高带毒灰飞虱群体有相似的特点。

表 4 100% 带毒灰飞虱群体带菌率分析结果

Table 4 The prevalence of *Wolbachia* in viruliferous group with 100% of RSV infection

重复 Repeat	总样本数 Number of samples	携带 RSV 的个体数 Number of RSV infection	带毒率 % Rate of RSV	<i>Wolbachia</i> 感染个体数 Number of <i>Wolbachia</i> infection	带菌率 % Rate of <i>Wolbachia</i>
1	58	58	100	29	50.00
2	74	74	100	53	71.62
3	81	81	100	52	64.20
均值 Average	71	71	100	45	63.38

对高带毒灰飞虱群体中的无毒灰飞虱体内 *Wolbachia* 的感染特点进行分析 (表 5), 发现其与对照无毒灰飞虱群体有相近的 *Wolbachia* 感染率。与高带毒灰飞虱群体及 100% 带毒灰飞虱群体相比, *Wolbachia* 感染率略有下降, 但不明显。

表 5 高带毒灰飞虱群体中无毒灰飞虱群体的带菌率分析结果

Table 5 The prevalence of *Wolbachia* in nonviruliferous *L. striatellus* which in high viruliferous group

重复 Repeat	总样本数 Number of samples	携带 RSV 的个体数 Number of RSV infection	带毒率 % Rate of RSV	<i>Wolbachia</i> 感染个体数 Number of <i>Wolbachia</i> infection	带菌率 % Rate of <i>Wolbachia</i>
1	38	0	0	24	63.16
2	22	0	0	12	54.55
3	15	0	0	8	53.33
均值 Average	25	0	0	14	56.00

2.3 灰飞虱体内 *Wolbachia* 与 RSV 经卵传播的相关性

2.3.1 灰飞虱个体携带 RSV 及 *Wolbachia* 感染在垂直传播时的相关性 由表 6 可以看出, 在灰飞虱的 F_1 代中带毒的个体未必会带菌, 带菌的个体也未必会带毒。从个体的角度来看灰飞虱携带 RSV 与其体内 *Wolbachia* 侵染在垂直传播过程中不存在相关性。

2.3.2 灰飞虱群体携带 RSV 及 *Wolbachia* 感染在垂直传播时的相关性 对同时携带 RSV 和 *Wolbachia* 的灰飞虱雌虫后代的带毒和带菌情况进行一一对应检测, 3 次重复的结果显示: F_1 代若虫带菌率高的群体带毒率未必高, 带毒率高的群体带菌率未必高, 并且没有表现出规律性 (表 7)。对 3 次重复的

结果进行 SPSS 软件分析, 结果显示: F_1 代灰飞虱群体的带毒率与带菌率之间相关系数为 -0.333 (> -0.9), 即二者间没有明显的相关性。同时检测结果还表明, *Wolbachia* 经卵传播率并未达到 100%, 并且差异较大, 低的可至 9.68% (3/31), 高的可达 86.11% (31/36)。

表 7 灰飞虱 F_1 代群体带毒率和带菌率分析结果

Table 7 The group prevalence of RSV and *Wolbachia* in F_1 generation

重复 Repeat	总样本数 Number of samples	携带 RSV 的个体数 Number of RSV infection	带毒率 % Rate of RSV	<i>Wolbachia</i> 感染个体数 Number of <i>Wolbachia</i> infection	带菌率 % Rate of <i>Wolbachia</i>
1	31	25	80.65	3	9.68
2	31	19	61.29	22	70.97
3	36	29	80.56	31	86.11

3 讨论

在对灰飞虱群体带毒率和带菌率进行分析的时候, 笔者对多次重复的数据进行统计 (未列), 发现虽然灰飞虱带毒率的高低与其带菌率的高低没有明显的相关性, 但是从统计结果来看带毒率高的群体, 带菌率高的比例会较大, 二者并不是呈现简单的线性关系, 更像是一种概率上的关系, 要对这种关系进行阐释, 还需要对大量样本进行更为系统的研究。

表 6 灰飞虱 F_1 代个体携带 RSV 及感染 *Wolbachia* 的特点

Table 6 The individual characteristics of RSV and *Wolbachia* infection in F_1 generation

编号 No	RSV	<i>Wolbachia</i>	编号 No	RSV	<i>Wolbachia</i>
1	-	-	11	+	+
2	-	-	12	-	+
3	-	-	13	+	+
4	+	-	14	+	+
5	+	-	15	-	+
6	+	-	16	-	+
7	+	-	17	-	+
8	+	-	18	-	+
9	-	-	19	+	+
10	+	+	20	+	+

对灰飞虱体内 *Wolbachia* 与 RSV 在垂直传播过程中的相关性进行研究时发现: 无论是从个体的角度还是从群体的角度来看, 灰飞虱体内 RSV 与 *Wolbachia* 在垂直传播过程中没有明显的相关性, 这也暗示了二者虽然都可以通过卵垂直传播给下一代, 但是二者在传递方式上, 可能是两个相互不影响的过程。据报道 RSV 在灰飞虱体内可能的卵传途径为: 灰飞虱通过口器取食水稻植株获得 RSV, 然后经过消化系统, 到达中肠后进入体腔, 随着体液循环进入卵巢滤泡细胞, 随着滤泡细胞向卵母细胞输送养分而进入卵细胞, 进而传给下一代^[20]。*Wolbachia* 是一种细胞质遗传的共生菌, 在灰飞虱体内, *Wolbachia* 除分布于生殖组织外, 还广泛分布在头、胸、腹、唾液腺、消化道等非生殖组织中^[12]。有关 *Wolbachia* 在灰飞虱体内的垂直传播途径目前还未见报道, 对其传播机制的阐释尚需进一步的研究。

崔建平等^[21]对灰飞虱体内 *Wolbachia* 的传递率进行研究, 发现实验室内饲养的灰飞虱群体 *Wolbachia* 的传递率为 100%。在本试验中, *Wolbachia* 的传递率并未达到 100%, 最低 10% 左右, 最高 86% 左右, 推测可能与所使用的灰飞虱家系不同有关。

参考文献:

- [1] 刘海建, 程金榜, 王跃, 等. 灰飞虱传递水稻条纹病毒研究初报 [J]. 江苏农业学报, 2007, 23(5): 492- 494
- [2] 李小力. 灰飞虱与 RSV 亲和性相关的分子标记及 RSV 对灰飞虱生活力的影响 [D]. 南京: 南京农业大学, 2008: 31- 41
- [3] Werren JH, Windsor D, Guo L. Distribution of *Wolbachia* among neotropical arthropods [J]. Proc R Soc Lond B 1995, 262: 197- 204
- [4] de Boer R. Laboratory hybridization between semi-incompatible races of the arthropodous spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) [J]. Evolution, 1982, 36: 553- 560
- [5] Stouthamer R, Luck R F, Hamilton W D. Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to revert to sex [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1990, 87: 2424- 2427
- [6] Rousset F, Vautrin D, Solignac M. Molecular identification of *Wolbachia*, the agent of cytoplasmic incompatibility in *Drosophila simulans*, and variability in relation to host mitochondrial types [J]. Proc R Soc Lond B 1992, 247: 163- 168
- [7] Jiggins F M, Hurst G D D, Majumdar S E N. Sex ratio distortion in *Acrasid* (Lepidoptera: Nymphalidae) is caused by a male-killing bacterium [J]. Heredity, 1998, 81: 87- 91
- [8] Girin C, Bouëtreau M. Microorganism-associated variation in host infestation efficiency in a parasitoid wasp *Trichogramma bouraradhae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) [J]. Experientia 1995, 51(4): 398- 401
- [9] Hoffmann A A, Turelli M, Harshman L G. Factors affecting the distribution of cytoplasmic incompatibility in *Drosophila simulans* [J]. Genetics 1990, 126: 933- 948
- [10] Huigens M E, Luck R F, Klaassen R H G, et al. Infectious parthenogenesis [J]. Nature 2000, 405: 178- 179
- [11] Rigaud T, Juchaut P. Conflict between feminizing sex ratio distorters and an autosomal masculinizing gene in the terrestrial isopod *Amadillidium vulgare* Latr [J]. Genetics 1993, 133: 247- 252
- [12] 廖珊, 康琳, 陈小爱, 等. *Wolbachia* 在灰飞虱体内的分布 [J]. 复旦学报: 自然科学版, 2001, 40(5): 539- 543
- [13] 温建国, 胡铁清, 严健, 等. *Wolbachia* 在灰飞虱群体中的传染 [J]. 上海交通大学学报: 农业科学版, 2003, 21(增刊): 35- 37
- [14] 邓可京, 杨琰云, 胡成业, 等. 灰飞虱共生菌 *Wolbachia* 引起的细胞质不亲和性 [J]. 复旦学报: 自然科学版, 1997, 36(5): 500- 506
- [15] 施婉君, 程家安, 祝增荣, 等. 昆虫共生细菌 *Wolbachia* 的研究进展 [J]. 生态学报, 2002, 22(3): 409- 419
- [16] 吴爱忠, 赵艳, 曲志才, 等. 水稻条纹枯病毒 (RSV) 的 SP 蛋白在介体灰飞虱内的亚细胞定位 [J]. 科学通报, 2001, 46(14): 1183- 1186
- [17] 甘波谊, 周伟国, 冯丽冰, 等. 沃尔巴克氏体在中国三种稻飞虱中的感染 [J]. 昆虫学报, 2002, 45(1): 14- 17
- [18] Zhou W, Rousset F, O'Neill S. Phylogeny and PCR-based classification of *Wolbachia* strains using *sp* gene sequences [J]. Proc R Soc Lond B, 1998, 265: 509- 515
- [19] 王贵珍. 水稻条纹病毒 (RSV) 单克隆抗体的制备及检测应用 [D]. 杭州: 浙江大学, 2004: 55- 56
- [20] 邓金花. RSV 在昆虫介体灰飞虱体内的卵传机制及其非水稻寄主的初步研究 [D]. 扬州: 扬州大学, 2006: 34- 43
- [21] 崔建平, 仲泉, 李文卓, 等. 灰飞虱 *Wolbachia* 群体生物学的遗传特性研究 [J]. 复旦学报: 自然科学版, 1998, 37(4): 542- 546

责任编辑: 夏爱红