

Derleme (Review)**Endosimbiyotik bakterilerin böcekler üzerine etkisi**

The impacts of endosymbiotic bacteria on insects

Nurper GÜZ^{1*}**Aslı DA ER¹****Serap AKSOY²****Summary**

Symbiotic bacteria are ubiquitous in insect hosts. The host-symbiont interactions vary from obligate to facultative associations depending on their coevolutionary histories. These microbial fauna have a broad array of effects on their hosts. In the case of insects that typically live on limited nutrients, one common role of their obligate endosymbionts (referred to as Primary symbionts) is to supply essential nutrients to their hosts. Among the nutrients provided by symbionts are essential amino acids, vitamins and other potentially beneficial compounds that restricted host diets typically lack. Beyond nutrient provisioning, symbionts have been implicated in the detoxification of dietary compounds and insecticides as well. In a number of insect systems, facultative associations (referred to as Secondary symbionts) contribute to resistance toward natural enemies, provide tolerance to heat shock or impact host transmission of viruses. The parasitic bacterium, *Wolbachia*, which are widely prevalent in diverse insect taxa, influence host reproductive biology and have an impact on host population dynamics via mechanisms such as cytoplasmic incompatibility (CI), parthenogenesis induction (PI), feminization and male killing. Here we review the current knowledge on the interactions between symbionts and their insects hosts and introduce the symbiont-based approaches that are being investigated to control insect pests.

Keywords: Plant, insects, endosymbiotic bacteria, symbiosis, pest management**Özet**

Böceklerde oldukça yaygın olan simbiyotik bakteriler konukçularında çok de i ik etkiler göstermektedir. Evrimsel sürece ba lı olarak konukçu simbiyont ili kileri obligat ya da fakültatif olabilmektedir. Obligat olan primer simbiyontlar bitki öz suyunda bulunmayan temel aminoasitleri, vitaminleri ve faydalı pek çok bile i i konukçusu olan böcekler e sa lamaktadır. Besin sa lamalarının yanı sıra simbiyontların beslenmeyle ilgili bile iklerin hatta insektisitlerin detoksifikasyonundan sorumlu oldu u gösterilmi tir. Bazı böceklerde do al dü manlara kar ı gösterilen farklı savunma reaksiyonları fakültatif olan sekonder simbiyontlar ile ili kilendirilirken bazı simbiyontların sıcaklı a kar ı tolerans gösterdi i bilinmektedir. Ayrıca bazı endosimbiyontlar vektör böceklerin virüs ta ı ma yeteneklerini de etkileyebilmektedir. Öte yandan, böcek takımlarında yaygın olarak bulunan *Wolbachia* gibi parazitik bakteriler; sitoplazmik uyumsuzluk (CI), partenogenezisin te vik edilmesi (PI), di ile me (feminizasyon) ve erkek ölümü gibi mekanizmalarla konukçularının popülasyon dinamiklerini etkilerler. Bu derlemede simbiyont konukçu ili kisi hakkında bilinenler irdelenerek, simbiyontların zararlı mücadelesinde kullanım olanakları tartı ılımtır.

Anahtar sözcükler: Bitki, böcek, endosimbiyotik bakteriler, simbiyozis, zararlı mücadelesi¹Ankara Üniversitesi Ziraat Fakültesi Bitki Koruma Bölümü, Moleküler Entomoloji Laboratuvarı, 06110, Dı kapı, Ankara²Yale School of Public Health, Department of Epidemiology of Microbial Diseases, New Haven, Connecticut, United States of America

*Sorumlu yazar (Corresponding author) e-mail: nurperguz@agri.ankara.edu.tr

Alını (Received): 13.02.2015

Kabul edili (Accepted): 09.07.2015

Giri

Simbiyozis ilk olarak 1877 yılında Albert Frank tarafından “iki farklı türden birinin di erinde bulunması veya içinde ya aması” olarak tanımlanmış, daha sonra 1879’da Anten de Bary simbiyozu “farklı iki organizmanın birlikte ya aması” ekinde tanımlayarak, literatüre girmesini sağlamıştır (Sapp, 1994). Simbiyotik ya am çok hücreli birçok canlıda görülen ortak ya am eklidir. Böcek türlerinin yaklaşık %10-20’si canlılığını sürdürmek ve üreyebilmek için obligat bakterilere baımlıdır (Douglas, 1989). Bitki öz suyundan beslenen afitlerin, sentezleyemedi i temel aminoasitleri kar ılayan bakteriyi asırlardır bünyesinde bulundurması (Douglas, 2006), yaprak kesen karıncaların kendilerine besin kayna ı olan mantarları yuvalarında yeti tirmek için gerekli ortamı sağlamaları (Currie, 2001) bu ya am biçimine verilebilecek bazı örneklerdir. Böcek takımlarına göre de imekle birlikte en eski simbiyotik ili kinin yaklaşık 300 milyon yıl önce ba ladı ı dü ünülmektedir (Moran & Telang, 1998). Günümüzde simbiyozis konusundaki çalı malar giderek hız kazanmaktadır. Özellikle evrimsel süreçlerin çözülmesi (Carroll, 1988; Wilson & Sober, 1989; Six & Paine, 1998; Shoemaker et al., 1999; Stouthamer et al., 1999; Currie, 2001; Zilber Rosenberg & Rosenberg, 2008); bitki, herbivor ve mikroorganizmaları kapsayan tritrofik ili kilerin aydınlatılması (Moran, 1992; Gehring & Whitham, 1994; Faeth & Hammon, 1997; Beckage, 1998; Oliver et al., 2003), popülasyon dinami i çalı maları (Hofstetter et al., 2006a, b) ve zararlı yönetimi çalı malarında (Hosokawa et al., 2007) simbiyotik ili kilerden faydalanılmaktadır.

Böcek endosimbiyontları primer ve sekonder olmak üzere iki gruba ayrılırlar. Çizelge 1’de bazı böceklerin temel besin kayna ı, fonksiyonlarıyla beraber primer ve sekonder simbiyontları listelenmiştir.

Çizelge 1. Bazı böceklerin temel besin kayna ı, fonksiyonlarıyla beraber primer ve sekonder simbiyontları

Konukçu Böcek	Temel Besin Kayna ı	Primer Simbiyontu	Fonksiyonu	Sekonder Simbiyontu	Fonksiyonu
Psyllidae	Bitki öz suyu	<i>Carsonella</i>	Aminoasit sağlama	<i>Arsenophonus</i> -type <i>Sodalis</i> -type <i>Serratia</i> <i>Wolbachia</i>	Fizyolojik de iimler
Beyazsinekler	Bitki öz suyu	<i>Candidatus Portiera</i>	Aminoasit sağlama	<i>Arsenophonus</i> -type <i>Cardinium</i> <i>Rickettsia</i> <i>Wolbachia</i> <i>Hamiltonella</i> <i>Fritschea</i>	Konukçu beslenmesi Üreme fizyolojisine katkı Virüs taşıma Konukçu tercihi Biyotip belirlenmesi
Yaprakbitleri	Bitki öz suyu	<i>Buchnera</i>	Aminoasit sağlama	<i>Arsenophonus</i> -type <i>Serratia</i> <i>Rickettsia</i> <i>Spiroplasma</i> <i>Wolbachia</i> <i>Hamiltonella defensa</i> <i>Regiella insecticola</i>	Konukçu bitki özelle mesi Parazitoit ve fungal entomopatojenlere dayanıklılık Sıcaklık toleransı
Pseudococcidae	Bitki öz suyu	<i>Tremblaya</i>	Aminoasit sağlama	<i>Moranella</i>	Aminoasit sağlama Üreme fizyolojisine katkı
Cicadellidae	Bitki öz suyu	<i>Baumannia Sulcia</i>	Aminoasit sağlama	<i>Wolbachia</i>	Metabolik katkı
Zeytin sine i	Zeytin	<i>Candidatus Erwinia dadicola</i>	Bilinmiyor	<i>Acetobacter tropicalis</i> <i>Enterococcus faecalis</i> <i>Paenibacillus</i>	Sindirime yardımcı
Pirinç biti	Tahıllar	<i>Sodalis</i> -type	Besin ve vitamin sağlamaya yardımcı	<i>Wolbachia</i>	Bilinmiyor
Formicidae	Ah ap	<i>Blochmannia</i>	Aminoasit sağlama	<i>Serratia</i> <i>Burkholderiales</i>	Besinlerin sindirilmesine yardımcı
Termitler	Ah ap	<i>Blattabacterium</i>	Sindirime yardımcı	<i>Trypanosoma</i>	Selülozun sindirilmesine yardımcı
Çeçe sinekleri	Kan	<i>Wigglesworthia</i>	Vitamin sağlama	<i>Sodalis</i> -type <i>Wolbachia</i>	Bilinmiyor
Ba biti	Kan	<i>Candidatus Riesia pediculicola</i>	Besin sağlamaya yardımcı	<i>Wolbachia</i>	Vitamin sağlamaya yardımcı

Primer simbiyontlar (P-simbiyont) bakteriom olarak tanımlanan bir yapı içerisinde bulunurlar (Buchner, 1965; Baumann, 2005). Bakteriom ise bakteriosit adı verilen özelle mi hücrelerden oluşur. P-simbiyontlar obligat mutualist olup di er bir ifadeyle konukçusunun gelişmesi için elzemdir. Yapılan filogenetik analizler P-simbiyontlar ile konukçusunun son derece uyumlu olduğunu göstermiştir (Moran et al., 1994). Uzun yıllar süren bu birliktelik P-simbiyontların genomlarında bir takım de i ikliklere yol açmıştır. Primer simbiyotik ilikide; böcekler simbiyotları elemine etmek yerine onlarla birlikte yaşamaya adapte olmuşlardır.

Sekonder simbiyontlar (S-simbiyont); obligat simbiyontların aksine konukçusunun hayatını devam ettirmesi için gerekli değildir. Sekonder simbiyotik ilikiler fakültatif bir ilikiler olup konukçu açısından faydalı ya da zararlı olabilir (Buchner, 1965; Baumann, 2005; Harris et al., 2010). S-simbiyontlar konukçu vücudunda da bulunabilirler ya da spesifik dokulara özelle mi halde bulunabilirler (Brumin et al., 2012). Bu simbiyontlar deneysel olarak enfekte olmama konukçulara aktarılarak bu konukçulara yerleşebilirler. S-simbiyontlar genellikle anneden yavruya aktarılırlar. Bu özellikleri simbiyotik bakterilerin böceklerle mücadelede kullanılmasını kolaylaştırır.

Bitki özsuğu ile beslenen böcekler besin kısıtlarının üstesinden simbiyotik bakterilerle gelirler

Bitki özsuğu ile beslenen böceklerin pek çoğu besinlerde eksik olan temel aminoasitleri temin etmek için mutlaka obligat bir primer simbiyontta ihtiyaç gösterirler. Yaprakbitlerindeki *Buchnera aphidicola*, beyazsineklerdeki *Portiera aleyrodidarum*, psillidlerdeki *Carsonella ruddii* ve unlu bitlerdeki *Tremblaya princeps* bu amaçla verilebilecek en temel primer simbiyontlar arasında yer alır. Bitki floem ve ksilemindeki nitrojen konsantrasyonu yapraklarla kıyaslandığında 2-10 kat daha az olduğu için (Mattson, 1980) bitki özsuğu ile beslenen böcekler genellikle var olan nitrojenle sınırlı kalırlar (Schoonhoven et al., 2005). Ayrıca ksilem ve floemdeki bitki özsuğu böcekler açısından dengesiz bir aminoasit konsantrasyonuna sahiptir ve özellikle bitkide eksik olan bazı temel aminoasitler böcekler tarafından sentezlenemez (Slansky & Scriber, 1985; Andersen et al., 1989; Sandström & Pettersson, 1994; Sandström & Moran, 2001). Bitki özsuğu ile beslenen böcekler bu besin kısıtlarının üstesinden temel aminoasitleri tedarik eden simbiyotik bakteriler sayesinde gelirler (Mittler, 1971; Douglas, 1988; Douglas & Prosser, 1992; Febvay et al., 1995; Shigenobu et al., 2000; Baumann, 2005). Bitki özsuğuyla beslenen böcek takımları arasında besin tedarik eden simbiyontlar yaygın olarak bulunmaktadır. Bu durum böcekler için gerekli besin ihtiyacının karşılanmasında, floem ve ksilemin yetersiz olması ve simbiyotik bakterilerin metabolik yeteneklerinin yüksek olmasından kaynaklanmaktadır.

Genombilim çalışmalarının yanı sıra deneysel sonuçlar da yaprakbitlerindeki obligat simbiyontların aminoasit tedarikindeki rolünü destekler vaziyettedir. Yaprakbitlerinin primer simbiyontu olan *Buchnera* bakterisi temel aminoasitlerin üretimini, temel olmayanları substrat olarak kullanarak gerçekleştirir (Douglas, 1988; Akman Gündüz & Douglas, 2009; Douglas et al., 2011; Macdonald et al., 2011). Ayrıca genom dizileme çalışmaları bitki özsuğu ile beslenen böceklerdeki simbiyontların kofaktörleri tedarik etme ve konukçuya faydalı bileşikler sağlama potansiyelini de ortaya koymuştur. *Acyrtosiphon pisum*'un (Hemiptera: Aphididae) simbiyontu olan *Buchnera*, riboflavin üretimi ile ilgili genleri kodlarken (Shigenobu et al., 2000), beyazsineklerde karotenoid biyosentez genleri obligat endosimbiyontu olan *Portiera* genomunda bulunmaktadır (Sloan & Moran, 2012).

Böcek simbiyontları temel aminoasitlerin yanı sıra böcekler için gerekli vitamin ihtiyaçlarını da karşılarlar. Örneğin çече sineğinin simbiyontu olan *Wigglesworthia* B₂, B₁ ve B₆ vitaminlerini sentezlerken (Akman et al., 2002; Farikou et al., 2011), *Homalodisca vitripennis*'in (Hemiptera:Cicadellidae) simbiyontu olan *Baumannia*'nın B vitaminlerini üretebilecek 84 adet geninin olduğu bildirilmiştir (Wu et al., 2006).

Böceklerin morfoloji, davranı ve fizyolojilerini kapsayan adaptasyonları onların belirli konukçu bitkiye özelle melerini sa lamı tır (Jaenike, 1980; Rausher, 2001; Frantz et al., 2009; Singer & McBride, 2010). Böcek simbiyontlarından kaynaklanan konukçu özelle mesi bitkilerin besin profillerindeki farklılı a ba lı olabilir çünkü primer simbiyontların asıl rolü özellikle aminoasit ve vitaminler gibi temel besin maddelerini tedarik etmek ve sentezlemektir (Buchner, 1965; Moran & Baumann, 2000). Bu sayede böce in besin olarak uygun olmayan bir konukçudan ziyade uygun bir bitki üzerinde geli me ve üremesini mümkün kılar.

Son yıllarda yapılan çalı malar simbiyontların do al dü manlara kar ı savunma geli tirdi ini göstermi tir

Özellikle sekonder simbiyontlar salgıladıkları toksinle parazitoit larvasını öldürerek konukçusunun ya amasına ve üremesine olanak verir (Gosalbes et al., 2010). Afit simbiyontlarının savunmadaki rolü ilk olarak *A. pisum* ve parazitoidi olan *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae) interaksiyonunda tanımlanmı tır. Afit simbiyontlarından *Hamiltonella defensa*'nın *A. ervi*'ye kar ı koruma sa ladı ı gösterilmi tir (Oliver et al., 2003). Bu korumanın derecesi *Hamiltonella*'nın streynleri ve bakterinin salgıladı ı toksine ba lı olarak de i mektedir. Ba ka bir afit simbiyontu olan *R. insecticola*'nın afitlerin fungal entomopatojeni olan *Pandora*'ya kar ı bir savunma reaksiyonu geli tirdi i ortaya konmu tur (Scarborough et al., 2005). *Aphis fabae* (Hemiptera: Aphididae) ve parazitoidi *Lysiphlebus fabarum* (Hymenoptera: Braconidae) ili kisinde *H. defensa* ta ıyan kolonilerin parazitoite farklı düzeylerde direnç gösterdi i saptanmı tır (Oliver et al., 2003; 2005; Ferrari et al., 2004; Vorburger et al., 2009).

Sıcak bölgelerde daha fazla böcek endosimbiyontuna rastlanması, bu bakterilerin sıcaklık toleranslarının yüksek olmasıyla ili kilidir

Yaprakbitlerinin sekonder endosimbiyontları olan *Serratia symbiotica* ve *H. defensa*'nın yüksek sıcaklı a tolerans göstererek konukçularının sıcaklı a direncini artırdı ı belirlenmi tir (Montllor et al., 2002; Harmon et al., 2009). Bu durum endosimbiyontlardaki bakteriyel groEL aperonlarının sürekli olarak üretilerek konukçu proteinlerini sıcaklıktan korumasıyla açıklanmaya çalı ılmı tır (Wilcox et al., 2003; Stoll et al., 2009). Chen et al. (2000) *S. symbiotica* ve *Rickettsia* ile bula ık *A. pisum* bireylerinin 25°C'de yeti tirildiklerinde 20°C'e oranla yaprakbiti kolonilerinde do urganlı ın ve ömür uzunluklarının arttı ını tespit etmi tir. Ba ka bir çalı mada *Bemisia tabaci*'nin (Hemiptera: Aleyrodidae) sekonder endosimbiyontu *Rickettsia*'nın konukçusunun sıcaklık toleransını artırdı ı belirlenmi tir. (Brumin et al. 2011). Son olarak *A. pisum*'un primer simbiyontu *Buchnera* genomundaki varyasyonların konukçusunun sıcaklık toleransını de i tirdi ini göstermi tir. Özellikle *Buchnera*'nın ısı oku geninde meydana gelen tek nükleotid mutasyonu ile yaprakbitilerindeki termal toleransın kontrol edildi i kanıtlanmı tır (Dunbar et al., 2007).

Böceklerde insektisit direnç mekanizmalarının bilinmeyen yönlerinden birisi de insektisitlerin parçalanmasına yol açan bakteriyel simbiyontlardır

Simbiyontların detoksifikasyon yetenekleri ve hızlı evrim süreçleri göz önüne alındı ında konukçularında olu an pestisit direncine katkı sa ladıkları dü ünülmektedir (Su et al., 2013). nsektisitlere direnç geli tirme mekanizmaları arasında zararlı böceklerin genomlarındaki de i imler, ilacın hedef yeri de i ikli i, ilacı parçalayan enzimlerin regülasyonunun artması sayılabilirken son yıllarda bunlara bir yenisi daha eklenmi tir. *Riptortus pedestris*'e (Hemiptera: Alydidae) ait *Burkholderia* simbiyotik bakterisinin organofosforlu pesitistlere kar ı koruma sa ladı ı tespit edilmi tir. (Kikuchi et al., 2012). Ba ka bir çalı ma *Bacillus thuringiensis*'in *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) larvalarını simbiyont *Enterobacter* sp. olmadan öldürmedi ini ortaya koymu tur. (Broderick et al., 2006).

Bemisia tabaci tür kompleksi birbirinden farklı bakteriyel endosimbiyontları barındıran biyotiplere sahiptir. Örne in srail'de *Wolbachia* ve *Arsenophonus* sadece Q biyotipinde görülürken, *Hamiltonella* sadece B biyotipinde görülmü , *Rickettsia* bakterisine ise her iki biyotipte de rastlanmı tır (Chiel et al.,

2007). Beyazsineklerde en yaygın görülen biyotiplerden B biyotipinin konukçu spektrumunun geni ve üreme kapasitesinin yüksek olduğu, Q biyotipinin yoğun insektisit direnci gösterdiği bilinmektedir (Kontsedalov et al., 2008; Li et al., 2007; Horowitz et al., 2004; 2005). *B. tabaci* popülasyonlarında yüksek oranda simbiyotik bakteri bulunması böceğin insektisitleri ve diğer toksik maddeleri detoksifiye etmesine kolaylık sağlamıştır (Ghanim & Kontsedalov, 2009). Nitekim *B. tabaci* popülasyonlarında insektisit direnci belirleme çalışmaları özellikle *Rickettsia* bakterisinin dikkate alınması gerektiği vurgulanmıştır (Kontsedalov et al., 2008). Yapılan bir çalışmada acetamiprid, thiametroxam, sporimesifen ve pyriproxyfen'e karşı en yüksek hassasiyet *Rickettsia-Arsenophonus*, *Rickettsia-Wolbachia* gibi çoklu simbiyot barındıran beyazsineklerde görülmüştür (Ghanim & Kontsedalov, 2009).

Günümüzde vektör böceklerin virüs taşıma etkinlikleri simbiyotik bakterilerle ilişkilendiriliyor

Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) (Geminiviridae: Begomovirus) tüm dünyada domates yetiştiriciliğinde önemli ürün kayıplarına neden olan ve beyazsinek türleriyle taşıyan bir begomovirüstür. *B. tabaci* tür kompleksinde yer alan farklı biyotiplerdeki endosimbiyontlar, TYLCV virüsünün taşıyan oranında farklılıklara neden olabilmektedir. Yapılan çalışmalarıyla beyazsinek endosimbiyontları tarafından üretilen 63-kDa GroEL proteininin beyazsineklerin virüs taşıyıcıları ile doğrudan ilişkili olduğu saptanmıştır (Kliot & Ghanim, 2013). Bakteriyel peron proteini olan GroEL proteini vektör böceklerin hemolimfesinde bol miktarda bulunmakta; TYLCV ve PLRV'e (Potato leaf rollvirus) bağlanma afinitesi göstermektedir (Van den Heuvel et al., 1994). Virüs taşıma denemeleri, TYLCV virüsünü yaygın olarak B biyotipinin taşıdığı, Q biyotipinin ise nadir olarak virüs taşıdığı göstermiştir (Gottlieb et al., 2010). İsrail'de bulunan Q biyotipi beyazsineklerde *Hamiltonella* bakterisi bulunmadığı için domateslerde TYLCV görülmezken, *Hamiltonella* barındıran B biyotipinin etkili bir virüs vektörü olduğu tespit edilmiştir (Gottlieb et al., 2010). Öte yandan Çin'de ve İspanya'da bulunan Q biyotiplerinin yaygın olarak *Hamiltonella*'yı barındırdığı ve TYLCV'yi etkili bir şekilde taşıdığı saptanmıştır (Li et al., 2010; Jiang et al., 2004; Sanchez-Campo et al., 1999). Dolayısıyla beyazsineklerde *Hamiltonella*'nın TYLCV virüsünü taşıyıcı olarak etkili olduğu sonucuna varılmıştır.

Afitlerdeki simbiyotik bakteriler tarafından sentezlenen bazı proteinlerin böcek hemolimfesindeki bazı virüs partiküllerine bağlanarak virüs taşıma etkinliğini tetiklediği düşünülmektedir (Heuvel et al., 1994). Farklı endosimbiyot taşıyan *A. pisum* kolonileri ile yapılan deneyler sonucunda en fazla PeMV'un (Pea enation mosaic virus) taşıması sadece *Serratia* bakterisi taşıyan afitlerde gözlemlenmiştir (Bosquee et al., 2012). Gerek yaprakbitlerine gerekse beyazsineklere antibiyotik verilmesi sonucunda vektörlerin virüs taşıma oranlarında %70-80 oranında azalma gözlemlenmiştir (Heuvel et al., 1994; Morin et al., 1999).

Son yıllarda böcek sistematiği çalışmaları tür içi ve türler arası genetik varyasyonların belirlenmesi için endosimbiyont genleri etkili birer moleküler markör olarak önerilmektedir

Moleküler filogenetik analizler endosimbiyontların konukçularıyla olan filogenetik uyumunu olan bir süreç olarak kabul etmiştir (Moran & Baumann, 2000; Munson et al., 1991; Moran et al., 1993; Spaulding & von Dohlen, 2001; Baumann & Baumann, 2005). Son yıllarda yapılan çalışmalar endosimbiyontların, yakın derecede akraba olan taksonlar arasında "paralel evrimle menin" gözlenmesinde, tür içi, türler arası filogenetik analizlerin yapılmasında, genetik varyasyonların belirlenmesinde etkili bir markör olarak kullanılmalarını önermiştir (Jousselin et al., 2009, Lozier et al., 2009, Peccoud et al., 2009, Liu et al., 2013). Bakteriyel genler kullanılarak unlu bitler (Downie & Gullan, 2005), psillidler (Spaulding & von Dohlen, 1998), çebe sinekleri (Chen et al., 1999), karıncalar (Schroder et al., 1996), termitler ve hamamböcekleri (Bandi et al., 1995) arasındaki genetik varyasyonlar analiz edilmiştir.

Afitler ve *Buchnera* arasında 100-200 milyon yıldır var olan mutualistik ilişki, iki organizma arasında önemli derecede paralel bir evrimle menin olduğu desteklenmektedir (Moran et al., 1993). Özellikle yaprakbitlerinde meydana gelen gen duplikasyonları gen familyalarını önemli oranda etkileyerek (The

International Aphid Genomics Consortium, 2010) karma ık filogenetik analizlere yol açabilmektedir (Rispe et al., 2008; Nováková & Moran, 2012). Ayrıca bakteri genomunda intronların bulunmaması, haploid olma özelliklerinin yanı sıra gen duplikasyonu ve paralog genlere ba lı sorunların bakteride olu maması; *Buchnera*'nın filogeni çalı malarında oldukça güvenilir bir araç oldu unu ortaya koymu tur (Munson et al., 1991; Moran et al., 1993; Martínez-Torres et al., 2001, Nováková et al., 2013).

Dört farklı afit familyası ve *Buchnera*'nın 16S ribozomal DNA'ya dayalı genetik analizleri sonucunda yaprakbitleri ile bakteri filogenisinin uyum içerisinde oldu u görülmü tür (Munson et al., 1991; Moran et al., 1993; Moran & Baumann, 1994). Mutualistik ya amın ba arılı bir ekilde idame ettirildi i bu ili kide, *A. pisum*'un, yüksek miktarda transkribe olan iki adet genini *Buchnera*'dan edindi i kaydedilmi tir (Nakabachi et al., 2005, Nikoh & Nakabachi, 2009). Clark et al., (2000) *Uroleucon* spp. (Hemiptera: Aphididae) ve simbiyontu arasında belirgin bir türle menin oldu unu rapor etmi tir. 14 *Uroleucon* türüyle yapılan çalı mada *Buchnera*'nın vertikal aktarım ekli nedeniyle, bakteri ve yaprakbitleri arasında dikkate de er bir türle menin gerçekleşti i yönündedir. (Bauman & Bauman, 2005; Downie & Gullan, 2005; Hosokawa et al., 2006; Gruwell et al., 2007). Öte yandan afitle birlikte evrimle en *Buchnera*, bakteriyel varlı ı için gerekli olan birçok genini kayberek genomunda belirgin bir azalma olu mu ve konukçudan ba ımsız ya ayamaz hâle gelmi tir (Shigenobu et al., 2000, Perez-Brocal et al., 2006).

Simbiyontların önemi antibiyotik ierin diyetler yardımıyla de i ik konukularda tespit edilmi tir

Yapılan birçok çalı mada böceklerin diyetlerine çe itli antibiyotikler eklenerek, böce in bünyesinde barındırdı ı endosimbiyontlar ortadan kaldırıldı ve bu mikroorganizmaların eksikli inin böce in ya amına etkileri ara tırıldı tir. Antibiyotikle muamele edilen sivrisinek larvalarının geli iminde ve di er dönemlere geçi lerinde gecikmeler ya andı ı gözlenmi ve simbiyontun sine in geli imindeki önemi vurgulanmı tir (Chouaia et al., 2010). Ba ka bir çalı mada beyazsineklere tetrasiklin uygulanması sonucunda *Arsenophonus* bulundurmayan sineklerin, bulunduranlara oranla daha fazla üreyebildi i ve geli me süresinin uzadı ı tespit edilmi tir (Raina et al., 2015). *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae) ve simbiyontu arasındaki etkile imin incelendi i çalı mada rifampisin antibiyoti i kullanılarak *Buchnera*'nın afitin bünyesinden elimine edilmesi ile böcekte kanatlı bireylerin olu umunda, vücut a ırlı nda ve üreme yetene inde azalma görülmü tür. *Buchnera*'nın eksikli i böce in besin alım dengesini bozmakla kalmayıp yeni nesillere aktardı ı fenotipik karakterlerin de de i imine yol açmı tir (Zhang et al., 2015). Çee sine inde *Wigglesworthia* simbiyontunun antibiyotikle beslenme yoluyla elimine edilmesinin do urganlı ı tamamen ortadan kaldırdı ı tespit edilmi tir. (Pais et al., 2008). Öte yandan di i sine in antibiyotik ta ıyan diyetine do al maya ekstraktı ilave edildi inde sterilitenin ortadan kalktı ı gözlenmi tir (Weiss & Aksoy, 2011).

Parazitik arılarda *Wolbachia*'nın elimine edilmesiyle üremenin gerçekleşmedi i gözlenirken (Dedeine et al., 2001), bazı heteropter türlerinde antibiyotik kullanılarak *Wolbachia* popülasyonunun azaltılmasıyla böce in savunma amaçlı kimyasallar ve alarm feromonları üretmedi i tespit edilmi tir (Becerra et al. 2015). Son olarak partenogenetik ço alan *Trichogramma* türlerinin farklı antibiyotik ve sıcaklık uygulaması sonucunda *Wolbachia* simbiyotik bakterilerinin elimine edilmesiyle parazitoitlerin biseksüel olarak üredikleri ortaya konmu tur (Stouthamer et al., 1990).

Çe itli sivrisinek türlerinde ve çee sine inde (Alam et al., 2011), yapılan benzer uygulamalarda de i ik tür *Wolbachia* simbiyontlarının antibiyotikle azaltılması sonucunda sitoplazmik uyu mazlı in ortaya çıktı ı saptanmı tir. Ayrıca *Drosophila melanogaster*'de bulunan ve *popcorn* adı ile tanınan virulent bir *Wolbachia* türünün konukunun ya ama süresini kısalttı nda yine antibiyotik ile beslenme yoluyla simbiyontları elimine edilen *Drosophila* türlerinde görülmü tür (Min & Benzer, 1997). Bu *Wolbachia* türünün sivrisineklere bula tırılması neticesinde ise aynı etki ile kar ıla ılmı tir (Cook et al., 2008). Sineklerin ya am süresini kısaltmak, ta ıyabilecekleri zararlı etmenlerin yayılmasını azaltaca ı için bu

Wolbachia türünün sinekler ile mücadelede yeni bir biyolojik metot olarak kullanılması yönünde çalı malar yapılmaktadır.

***Wolbachia* enfeksiyonunun sebep oldu u sitoplazmik uyu mazlık, kısır böcek salım tekni indeki radyasyon uygulaması ile aynı etkiyi yaratmaktadır**

Wolbachia ba ta böcekler olmak üzere, örümcek, akar, kabuklular ve nematodlar gibi omurgasızları enfekte eden, anneden yavruya aktarılabilen endosimbiont bir proteobakteridir (Stouthamer et al., 1999). Arthropodların %80'ine yakın bir kısmında rastlanan *Wolbachia*; konukçusunda sitoplazmik uyu mazlık, erkek bireylerin ölümü, di ile me (feminizasyon) ve partenogenik bireylerde telytokinin artı ı gibi bir takım üreme de i imlerine yol açmaktadır (Breeuwer et al., 1992; O'Neill et al., 1992; Beard et al., 1993; Stouthamer et al., 1993; Sinkins et al., 1995 a, b; Wade & Chang, 1995; Werren, 1997; Hurst et al., 1999; Stouthamer et al., 1999). Erkek öldürme etkisi; embriyonik ve larval geli me süresince özellikle erkek bireylerin ölmesi sonucunda di i bireylerin oranının artmasıdır (Hurst et al., 2000). *Wolbachia*'nın bu stratejisi türlerin devamını di i bireyler üzerinden sürdürmeye dayanmaktadır (Dunn et al., 1995). Sitoplazmik uyu mazlık etkisi (CI), embriyo ölümüne yol açmaktadır (Turelli et al., 1992). Bu tip uyu mazlıkta; *Wolbachia*'nın herhangi bir usu ile enfekteli erkekler ile *Wolbachia*'nın uyumsuz usu ile enfekteli di ilerle ya da hiç enfekteli olmayan di ilerle çiftle mesi sonucu embriyonik ölüm görülmektedir (Bandi et al., 2001). Partenogenetik üremenin yaygın rastlandı ı Hymenoptera takımında döllenmemi yumurtalardan (haploid) erkek bireyler çıkarken döllenmi yumurtalardan (diploid) di i bireyler meydana gelir. *Wolbachia* bakterisi, döllenmemi yumurtaların kromozom sayılarının ikiye katlanması yoluyla tüm yavruların di i olmasını te vik eder (di ile me) böylece erkek bireyden çok di i bireylerin geli mesine neden olur (Stouthamer, 1997). Erkek bireylerin di ile mesi ile *Wolbachia* maternal yoldan kalıtımı garantilenerek popülasyondaki enfekteli di i bireylerin sayısı artmı olur (Dunn et al., 1995).

Böcek popülasyonlarının kontrolünde uygulanan metotlardan birisi kısır böcek salım tekni idir. Bu metot radyasyon ile kısırıla tırılmı erkek sineklerin do aya salınması ile popülasyonun azaltılmasını hedeflemektedir (Collins et al., 2008; Kumano et al., 2008 a; b). Ancak *Wolbachia* enfeksiyonunun sebep oldu u sitoplazmik uyu mazlık da radyasyon uygulaması ile aynı etkiyi yaratmaktadır (Sakurai et al., 2000 a,b; Bakri et al., 2005). Böylece *Wolbachia* ta ıyan erkek sineklerin sahaya yayılması *Wolbachia* ta ımayan di i sineklerle döllendiklerinde kısırılık yaratarak popülasyonun azalmasına yol açar. De i ik *Wolbachia* türleri ta ıyan sinek popülasyonları arasında da uyu mazlık görülmektedir. Benzer çalı malar Akdeniz meyve sine inde ara tırılmı ve uygulama a amasına gelmi tir (Zabalou et al., 2004).

Sonuç olarak simbiyotik bakterilerin konukçu fizyolojisindeki etkisi pek çok çalı mada vurgulanmı tır. Bu bakterilerin önemi; konukçu beslenmesinden, savunma reaksiyonlarına, direnç mekanizmasından üreme de i imlerine kadar geni kapsamlıdır. Moleküler biyoloji ve fonksiyonel genom bilim çalı malarındaki hızlı ilerlemeler bitki-böcek-simbiyont ili kisinin daha iyi anla ılmasına olanak vermektedir. Böcek endosimbiontlarının konukçularında meydana getirdi i de i imlerin detaylandırılmasıyla bu mikroorganizmaların zararlı mücadelesinde kullanım olanaklarını artırması beklenmektedir.

Yararlanılan kaynaklar

- Alam, U., J. Medlock, C. Brelsford, R. Pais, C. Lohs, S. Balmand, J. Carnogursky, A. Heddi, P. Takac, A. Galvani & S. Aksoy, 2011. *Wolbachia* symbiont infections induce strong cytoplasmic incompatibility in the tsetse fly, *Glossina morsitans morsitans*. PLoS Pathogens 7, e1002415.
- Akman Gündüz, E. & A. E. Douglas, 2009. Symbiotic bacteria enable insect to use a nutritionally inadequate diet. Proc R Soc B, 276: 987-991.
- Akman, L., A. Yamashita, H. Watanabe, K. Oshima, T. Shiba, M. Hattori & S. Aksoy, 2002. Genome sequence of the endocellular obligate symbiont of tsetse flies, *Wigglesworthia glossinidia*. Nat Genet, 32: 402-407.

- Andersen, P. C., B. V. Brodbeck & R. F. Mizell, 1989. Metabolism of amino acids, organic acids and sugars extracted from the xylem fluid of four host plants by adult *Homalodisca coagulata*. Entomol Exp Appl, 50: 149-159.
- Bandi, C., M. Sironi, G. Damiani, L. Magrassi, C. A. Nalepa, U. Laudani, & L. Sacchi, 1995. The establishment of intracellular symbiosis in an ancestor of cockroaches and termites. Proc R Soc Lond, 259: 293-299.
- Bandi, C., A. Dunn, G. Hurst & T. Rigaud, 2001. Inherited microorganisms, sex-specific virulence and reproductive parasitism. Trends Parasitol, 17: 88-94.
- Bakri, A., K. Mehta & D. Lance, 2005. Sterilizing insects with ionizing radiation, pp. 233-268 In V. A. Dyck, J. Hendrichs, and A. S. Robinson [eds.], Sterile Insect Technique, Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management. Springer, Dordrecht.
- Baumann, L. & P. Baumann, 2005. Cospeciation between the primary endosymbionts of mealybugs and their hosts. Curr Microbiol, 50: 84-87.
- Baumann, P., 2005. Biology of bacteriocyte-associated endosymbionts of plant sap-sucking insects Annu Rev Microbiol, 59: 155-189.
- Beard, C. B., S. L. O'Neill, R. B. Tesh, F. F. Richards & S. Aksoy, 1993. Modification of arthropod vector competence via symbiotic bacteria. Parasitol Today, 9: 179-183.
- Becerra, J. X., G. X. Venable & V. Saeidi, 2015. Wolbachia-free Heteropterans do not produce defensive chemicals or alarm pheromones. Journal of Chemical Ecology, 1-9.
- Beckage, N., 1998. Parasitoids and Polydnaviruses. Bioscience, 48: 305-311.
- Bosquee, E., E. Haubruge & F. Francis, 2012. The 7th Congress of the International Symbiosis Society. July 2012, Krakow, Poland.
- Broderick, N. A., K. F. Raffa & J. Handelsman, 2006. Midgut bacteria required for *Bacillus thuringiensis* insecticidal activity. PNAS, 103: 15196-15199.
- Breeuwer, J. A. J., R. Stouthamer, S. M. Barns, D. A. Pelletier, W. G. Weisburg & J. H. Werren, 1992. Phylogeny of cytoplasmic incompatibility microorganisms in the parasitoid wasp genus *Nasonia* (Hymenoptera: Pteromalidae) based on 16S ribosomal DNA sequences. Insect Molec Biol, 1: 25-36.
- Brumin, M., S. Kotsedalov & M. Ghanim, 2011. *Rickettsia* influences thermotolerance in the whitefly *Bemisia tabaci* B biotype. Insect Sci, 18: 57-66.
- Brumin, M., M. Levy & M. Ghanim, 2012. Transovarial Transmission of *Rickettsia* spp. and Organ-Specific Infection of the Whitefly *Bemisia tabaci*. Applied and Environmental Microbiology, 78(16): 5565-5574.
- Buchner, P., 1965. Endosymbiosis of animals with plant microorganisms. New York: John Wiley. 909 p.
- Carroll, G., 1988. Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont. Ecology, 69: 2-9.
- Chen, X. A., S. Li & S. Aksoy, 1999. Concordant evolution of a symbiont with its host insect species: Molecular phylogeny of genus *Glossina* and its bacteriome-associated endosymbiont, *Wigglesworthia glossinidia*. J Mol Evol, 48: 49-58.
- Chen, D.-Q., C. B. Montllor & A. H. Purcell, 2000. Fitness effects of two facultative endosymbiotic bacteria on the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, the blue alfalfa aphid, *A. kondoi*. Entomol Exp Appl, 95: 315-323.
- Chiel, E., Y. Gottlieb, M. Inbar, E. Zchori-Fein & M. Ghanim, 2007. Distribution of secondary symbionts in Israeli populations of *Bemisia tabaci*. Bull Entomol Res, 97: 407-413.
- Chouaia, B., P. Rossi, M. Montagna, I. Ricci, E. Crotti, C. Damiani, S. Epis, I. Faye, N. Sagnon, A. Alma, G. Favia, D. Daffonchio & C. Bandi, 2010. Molecular evidence for multiple infections as revealed by typing of Asaia bacterial symbionts of four mosquito species. Appl Environ Microbiol, 76: 7444-7450.
- Clark, M. A., N. A. Moran, P. Baumann & J. J. Wernegreen, 2000. Cospeciation between bacterial endosymbionts (*Buchnera*) and a recent radiation of aphids (*Uroleucon*) and pitfalls of testing for phylogenetic congruence. Evolution, 54: 517-525.
- Collins, S. R., C. W. Weldon, C. Banos & P. W. Taylor, 2008. Effects of irradiation dose rate on quality and sterility of Queensland fruit flies, *Bactrocera tryoni* (Froggatt). Journal of Applied Entomology, 132 (5): 398-405.

- Cook, P. E., C. J. Mc Meniman & S. L. O'Neill, 2008. Modifying insect population age structure to control vector-borne disease. *Adv Exp Med Biol*, 627: 126-140.
- Currie, C. R, 2001. A community of ants, fungi, and bacteria: a multilateral approach to studying symbiosis. *Annu Rev Microbiol*, 55: 357-80.
- Dedeine, F., F. Vavre, F. Fleury, B. Loppin, M. E. Hochberg & M. Boulétreau, 2001. Removing symbiotic *Wolbachia* bacteria specifically inhibits oogenesis in a parasitic wasp. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(11): 6247-6252.
- Douglas, A. E., 1988. Sulfate utilization in an aphid symbiosis. *Insect Biochem*, 18: 599-605.
- Douglas, A. E, 1989. Mycetocyte symbiosis in insects. *Biological Reviews*, 64: 409-434.
- Douglas, A. E. & W. A. Prosser, 1992. Synthesis of the essential amino acid tryptophan in the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) symbiosis. *J Insect Physiol*, 38: 565-568.
- Douglas, A. E., 2006. Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions. *J Exp Bot*, 57: 747-54.
- Douglas, A. E., 2011. Lessons from studying insect symbioses. *Cell Host Microbe*, 10: 359-367.
- Downie, D. A. & P. J. Gullan, 2005. Phylogenetic congruence of mealybugs and their primary endosymbionts. *J Evol Biol*, 18: 315-324.
- Dunbar, H. E., A. C. Wilson, N. R. Ferguson & N. A. Moran, 2007. Aphid thermal tolerance is governed by a point mutation in bacterial symbionts. *PLoS Biol.*, 5: 1006-1015.
- Dunn, A. M., M. J. Hatcher, R. S. Terry & C. Tofts, 1995. Evolutionary ecology of vertically transmitted parasites, transovarial transmission of a microsporidian sex ratio distorter in , *Gammarus duebeni*. *Parasitology*, 111: 91-109.
- Faeth, S. H., & K.E. Hammon, 1997. Fungal endophytes in oak trees. I. Long-term patterns of abundance and associations with leafminers. *Ecology*, 78 (3): 810-819.
- Farikou, O., S. Thevenon, F. Njiokou, F. Allal, G. Cuny & A. Geiger, 2011. Genetic diversity and population structure of the secondary symbiont of tsetse flies, *Sodalis glossinidius*, in sleeping sickness foci in Cameroon. *PLoS Negl Trop Dis*, 5(8): e1281.
- Febvay, G., I. Liadouze, J. Guillaud & G. Bonnot, 1995. Analysis of energetic amino acid metabolism in *Acyrtosiphon pisum*: a multidimensional approach to amino acid metabolism in aphids. *Arch Insect Biochem Physiol*, 29: 45-69.
- Ferrari, J., A. C. Darby, T. J. Daniell, H. C. Godfray & A. E. Douglas, 2004. Linking the bacterial community in pea aphids with host-plant use and natural enemy resistance. *Ecological Entomology*, 29: 60-65.
- Frantz, A., V. Calcagno, L. Mieuzet, M. Plantegenest & J. C. Simon, 2009. Complex trait differentiation between host-populations of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris): implications for the evolution of ecological specialisation. *Biol J Linn Soc*, 97: 718-727.
- Gehring, C. A. & T. G. Whitham, 1994. Interactions between aboveground herbivores and the mycorrhizal mutualists of plants. *Trends Ecol & Evol*, 9: 251-255.
- Ghanim, M. & S. Kontsedalov, 2009. Susceptibility to insecticides in the Q biotype of *Bemisia tabaci* is correlated with bacterial symbiont densities. *Pest Manag Sci*, 65(9): 939-942.
- Gosalbes, M. J., A. Latorre, A. Lamelas & A. Moya, 2010. Genomics of intracellular symbionts in insects. *International Journal of Medical Microbiology*, 300: 271-278.
- Gottlieb, Y., E. Zchori-Fein, N. Mozes-Daube, S. Kontsedalov, M. Skaljic & M. Brumin, 2010. The transmission efficiency of Tomato Yellow Leaf Curl Virus by the whitefly *Bemisia tabaci* is correlated with the presence of a specific symbiotic bacterium species. *Journal of Virology*, 84: 9310-9317.
- Gruwell, M. E., G. E. Morse & B. B. Normark, 2007. Phylogenetic congruence of armored scale insects (Hemiptera: Diaspididae) and their primary endosymbionts from the phylum Bacteroidetes. *Mol Phylogenet Evol*, 44: 267-280.
- Harmon, J. P., N. A. Moran & A. R. Ives, 2009. Species response to environmental change: impacts of food web interactions and evolution. *Science*, 323: 1347-1350.

- Harris, H. L., L. J. Brennan, B. A. Keddie & H. R. Braig, 2010. Bacterial symbionts in insects: balancing life and death. *Symbiosis*, 51: 37-53.
- van den Heuvel, J. F., M. Verbeek & F. van der Wilk, 1994. Endosymbiotic bacteria associated with circulative transmission of potato leafroll virus by *Myzus persicae*. *J Gen Virol*, 75: 2559-2565.
- Hofstetter, R. W., J. T. Cronin, K. D. Klepzig, J. C. Moser & M. P. Ayres, 2006a. Antagonisms, mutualisms and commensalisms affect outbreak dynamics of the southern pine beetle. *Oecologia*, 147(4): 679-691.
- Hofstetter, R. W., K. D. Klepzig, J. C. Moser & M. P. Ayres, 2006b. Seasonal dynamics of mites and fungi and their interaction with southern pine beetle. *Environ Entomol*, 35(1): 22-30.
- Horowitz, A. R., S. Kontsedalov & I. Ishaaya, 2004. Dynamics of resistance to the neonicotinoids acetamiprid and thiamethoxam in *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of Economic Entomology*, 97: 2051-2056.
- Horowitz, A. R., S. Kontsedalov, V. Khasdan & I. Ishaaya, 2005. Biotypes B and Q of *Bemisia tabaci* and their relevance to neonicotinoid and pyriproxyfen resistance. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 58: 216-225.
- Hosokawa, T., Y. Kikuchi, N. Nikoh, M. Shimada & T. Fukatsu, 2006. Strict host-symbiont cospeciation and reductive genome evolution in insect gut bacteria. *PLoS Biology*, 4: 1841-1851.
- Hosokawa, T., Y. Kikuchi, M. Shimada & T. Fukatsu, 2007. Obligate symbiont involved in pest status of host insect. *Proc R Soc B*, 274: 1979-1984.
- Hurst, G. D. D., F.M. Jiggins, J. H. G. von der Schulenburg, D. Bertrand, S. A. West, I. I. Goriacheva, I. A. Zakharov, J. H. Werren, R. Stouthamer & M. E. N. Majerus, 1999. Male killing *Wolbachia* in two species of insect. *Proc R Soc Lond B*, 266: 735-740.
- Hurst, G. D. D., A. P. Johnson, J. H. G. von der Schulenburg & Y. Fuyama, 2000. Male-killing *Wolbachia* in *Drosophila*: a temperature-sensitive trait with a threshold bacterial density. *Genetics*, 156: 699-709.
- Jaenike, J., 1980. Host specialization in phytophagous insects. *Annu Rev Ecol Syst*, 21: 243-273.
- Jiang, Y. X., C. de Blas, I. D. Bedford, G. Nombela & M. Muñoz, 2004. Effect of *Bemisia tabaci* biotype in the transmission of tomato yellow leaf curl sardinia virus (TYLCSV-ES) between tomato and common weeds. *Span J Agric Res*, 2: 115-119.
- Jousselin, E., Y. Desdèvises & A. Coeur d'Acier, 2009. Fine-scale cospeciation between *Brachycaudus* and *Buchnera aphidicola*: bacterial genome helps define species and evolutionary relationships in aphids. *Proc Biol Sci*, 276: 187-196.
- Kikuchi, Y., M. Hayatsu, T. Hosokawa, A. Nagayama, K. Tago & T. Fukatsu, 2012. Symbiont-mediated insecticide resistance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109: 8618-8622.
- Kliot, A. & M. Ghanim, 2013. The role of bacterial chaperones in the circulative transmission of plant viruses by Insect Vectors. *Viruses*, 5(6): 1516-1535.
- Kontsedalov, S. Zchori-Fein, E. Chiel, E. Gottlieb, Y. Inbar & M. Ghanim, 2008. The presence of *Rickettsia* is associated with increased susceptibility of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) to insecticides. *Pest Management Science*, 64: 789-792.
- Kumano, N., F. Kawamura, D. Haraguchi & T. Kohama, 2008a. Irradiation does not affect field dispersal ability in the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 130 (1): 63-72.
- Kumano N., D. Haraguchi & T. Kohama, 2008b. Effect of irradiation on mating performance and mating ability in the West Indian sweetpotato weevil, *Euscepes postfasciatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 127: 229-236.
- Li, Z. X., H. Z. Lin & X. P. Guo, 2007. Prevalence of *Wolbachia* infection in *Bemisia tabaci*. *Curr Microbiol*, 54: 467-471.
- Li, M., J. Hu, F. C. Xu & S. S. Liu, 2010. Transmission of Tomato yellow leaf curl virus by two invasive biotypes and a Chinese indigenous biotype of the whitefly *Bemisia tabaci*. *International Journal of Pest Management*, 56: 275-280.

- Liu, L., X. L. Huang, R. L. Zhang, L. Y. Jiang & G. X. Qiao, 2013. Phylogenetic congruence between *Mollitrichosiphum* (Aphididae: Greenideinae) and *Buchnera* indicates insect-bacteria parallel evolution. *Syst Entomol*, 38: 81-92.
- Lozier, J. D., G. K. Roderick & N. J. Mills, 2009. Molecular markers reveal strong geographic, but not host associated, genetic differentiation in *Aphidius transcaspicus*, a parasitoid of the aphid genus *Hyaloapterus*. *Bull Entomol Res*, 99: 83-96.
- MacDonald, S. J., G. H. Thomas & A. E. Douglas, 2011. Genetic and metabolic determinants of nutritional phenotype in an insect-bacterial symbiosis. *Molecular Ecology*, 20: 2073-2084.
- Martínez-Torres, D., C. Buades, A. Latorre & A. Moya, 2001. Molecular systematics of aphids and their primary endosymbionts. *Mol Phylogenetics and Evolution*, 20: 437-449.
- Mattson, W. J., 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu Rev Ecol Syst*, 11: 119-161.
- Min, K. T. & S. Benzer, 1997. *Wolbachia*, normally a symbiont of *Drosophila*, can be virulent, causing degeneration and death. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA*, 94: 10792-10796.
- Mittler, T. E., 1971. Some effects on the aphid *Myzus persicae* of ingesting antibiotics incorporated into artificial diets. *Journal of Insect Physiology*, 17: 1333-1347.
- Montllor, C., A. Maxmen & A. H. Purcell, 2002. Facultative bacterial endosymbionts benefit pea aphids *Acyrtosiphon pisum* under heat stress. *Ecol Entomol*, 27: 189-195.
- Moran, N. A., 1992. The evolution of life cycles in aphids. *Annual Review of Entomology*, 37: 321-348.
- Moran, N. A., M. A. Munson, P. Baumann & H. Ishikawa, 1993. A molecular clock in endosymbiotic bacteria is calibrated using the insect hosts. *Proc RSoc Lond B*, 253: 167-171.
- Moran, N. A. & P. Baumann, 1994. Phylogenetics of cytoplasmically inherited micro-organisms of arthropods. *Trends Ecol Evol*, 9: 15-20.
- Moran, N. A. & A. Telang, 1998. Bacteriocyte-associated symbionts of insects: a variety of insect groups harbor ancient prokaryotic endosymbionts. *Bioscience*, 48: 295-304.
- Moran, N. A. & P. Baumann, 2000. Bacterial endosymbionts in animals. *Current Opinions in Microbiology*, 3: 270-275.
- Morin, S., M. Ghanim, M. Zeidan, H. Czosnek, M. Verbeek & J. F. J. M. van den Heuvel, 1999. A GroEL homologue from endosymbiotic bacteria of the whitefly *Bemisia tabaci* implicated in the circulative transmission of tomato yellow leaf curl virus. *Virology*, 256: 75-84.
- Munson, M. A., P. Baumann & M. G. Kinsey, 1991. *Buchnera* gen. nov. and *Buchnera aphidicola* sp. nov., a taxon consisting of the mycetocyte-associated, primary endosymbionts of aphids. *Int J Syst Bacteriol*, 41(4): 566-568.
- Nakabachi, A., S. Shigenobu, N. Sakazume, T. Shiraki & Y. Hayashizaki, 2005. Transcriptome analysis of the aphid bacteriocyte, the symbiotic host cell that harbors an endocellular mutualistic bacterium, *Buchnera*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102: 5477-82.
- Nikoh, N. & A. Nakabachi, 2009. Aphids acquired symbiotic genes via lateral gene transfer. *BMC Biol*, 7: 12.
- Nováková, E. & N. A. Moran, 2012. Diversification of genes for carotenoid biosynthesis in aphids following an ancient transfer from a fungus. *Mol Biol Evol*, 29: 313-323.
- Nováková, E., V. Hypša, J. Klein, R. G. Foottit, C. D. von Dohlen & N. A. Moran, 2013. Reconstructing the phylogeny of aphids (Hemiptera: Aphididae) using DNA of the obligate symbiont *Buchnera aphidicola*. *Mol Phylogenet Evol*, 68: 42-54.
- Oliver, K. M., J. A. Russell, N. A. Moran & M. S. Hunter, 2003. Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 1803-1807.
- Oliver, K. M., N. A. Moran & M. S. Hunter, 2005. Variation in resistance to parasitism in aphids is due to symbionts not host genotype. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102: 12795-12800.
- O'Neill, S. L., R. Giordano, A. M. E. Colbert, T. L. Karr & H. M. Robertson, 1992. 16S rRNA phylogenetic analysis of the bacterial endosymbionts associated with cytoplasmic incompatibility in insects. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94: 2699-2702.

- Pais, R., C. Lohs, Y. Wu, J. Wang & S. Aksoy, 2008. The obligate mutualist *Wigglesworthia glossinidia* influences reproduction, digestion, and immunity processes of its host, the tsetse fly. *Appl Environ Microb*, 74: 5965-5974.
- Peccoud, J., J. C. Simon, H. J. McLaughlin & N. A. Moran, 2009. Post-Pleistocene radiation of the pea aphid complex revealed by rapidly evolving endosymbionts. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (38): 16315-16320.
- Perez-Brocal, V., R. Gil, S. Ramos, A. Lamelas, M. Postigo, J. M. Michelena, F. J. Silva, A. Moya & A. Latorre, 2006. A small microbial genome: the end of a long symbiotic relationship? *Science*, 314: 312-313.
- Raina, H. S., V. Rawal, S. Singh, G. Daimei, M. Shakarad & R. Rajagopal, 2015. Elimination of *Arsenophonus* and decrease in the bacterial symbionts diversity by antibiotic treatment leads to increase in fitness of whitefly, *Bemisia tabaci*. *Infection, Genetics and Evolution*, 32: 224-230.
- Rausher, M. D., 2001. Co-evolution and plant resistance to natural enemies. *Nature*, 411: 857-864.
- Rispe, C., M. Kutsukake, V. Doublet, S. Hudaverdian, F. Legeai, J. C. Simon, D. Tagu & T. Fukatsu, 2008. Large gene family expansion and variable selective pressures for cathepsin B in aphids. *Mol Biol Evol*, 25: 5-17.
- Sakurai, H., Y. Murakami, T. Kohama & T. Teruya, 2000a. Sterilizing mechanism of γ -radiation in the female of West Indian sweet potato weevil, *Eusepeus fasciatus*. *Res Bull Fac Agric, Gifu Univ*. 65: 13-20.
- Sakurai, H., Y. Murakami, H. Utimura, T. Kohama & T. Teruya, 2000b. Sterilizing mechanism of gamma-radiation in the male of West Indian Sweet Potato weevil, *Eusepeus postfasciatus*. *Res Bull Fac Agric, Gifu Univ*. 65: 5-12.
- Sánchez-Campos, S., J. Navas-Castillo, R. Camero, C. Soria, J. A. Díaz & E. Moriones, 1999. Displacement of tomato yellow leaf curl virus (TYLCV)-Sr by TYLCV-Is in tomato epidemics in Spain. *Phytopathology*, 89: 1038-1043.
- Sandström, J. & J. Pettersson, 1994. Amino acid composition of phloem sap and the relation to intraspecific variation in pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) performance. *J Insect Physiol*, 40: 947-955.
- Sandström, J. P. & N.A. Moran, 2001. Amino acid budgets in three aphid species using the same host plant. *Physiological Entomology*, 26(3): 202-211.
- Sandström, J. P. & N. A. Moran, 2001. Amino acid budgets in three aphid species using the same host plant. *Physiological Entomology*, 26: 202-211.
- Sapp, J., 1994. *Evolution by Association: a History of Symbiosis*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Scarborough, C. L., J. Ferrari & H. C. J. Godfray, 2005. Aphid protected from pathogen by endosymbiont. *Science*, 310: 1781-1781.
- Schoonhoven, L. M., J. J. A. Van Loon & M. Dicke, 2005. *Insect-plant Biology*, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford.
- Schröder, D., H. Deppisch, M. Obermayer, G. Krohne, E. Stackebrandt, B. Holldobler, W. Goebel & R. Gross, 1996. Intracellular endosymbiotic bacteria of *Camponotus* species (carpenter ants): Systematics, evolution and ultrastructural characterization. *Mol Microbiol*, 21: 479-489.
- Shigenobu, S., H. Watanabe, M. Hattori, Y. Sakaki & H. Ishikawa, 2000. Genome sequence of the endocellular bacterial symbiont of aphids *Buchnera* sp APS. *Nature*, 407: 81-86.
- Shoemaker, D. D., V. Katju & J. Jaenike, 1999. *Wolbachia* and the evolution of reproductive isolation between *Drosophila recens* and *Drosophila subquinaria*. *Evolution*, 53: 1157-1164.
- Singer, M. C. & C. S. McBride, 2010. Multitrait, host-associated divergence among sets of butterfly populations: implications for reproductive isolation and ecological speciation. *Evolution*, 64: 921-933.
- Sinkins, S. P., H. R. Braig & S. L. O'Neill, 1995a. *Wolbachia pipientis*: bacterial density and unidirectional cytoplasmic incompatibility between infected populations of *Aedes albopictus*. *Exp Parasit*, 81: 284-291.
- Sinkins, S. P., H. R. Braig & S. L. O'Neill, 1995b. *Wolbachia* superinfections and the expression of cytoplasmic incompatibility. *Proc Soc Lond Biol*, 261: 325-330.
- Six, D. L. & T. D. Paine, 1998. Effects of mycangial fungi and host tree species on progeny survival and emergence of *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology*, 27 (6): 1393-1401.
- Slansky, F. & J.M. Jr., Scriber, 1985. Food consumption and utilization. In: Kerkut, G. A., Gilbert, L. I. (Eds.), *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry, and Pharmacology*. Pergamon Press, Oxford, pp. 87-163.

- Sloan, D. B. & N. A. Moran, 2012. Endosymbiotic bacteria as a source of carotenoids in whiteflies. *Biol Lett*, 8: 986-989.
- Spaulding, A. W. & C. D. von Dohlen, 1998. Phylogenetic characterization and molecular evolution of bacterial endosymbionts in psyllids (Hemiptera: Sternorrhyncha). *Mol Biol Evol*, 15: 1506-1513.
- Spaulding, A. W. & C. D. von Dohlen, 2001. Psyllid endosymbionts exhibit patterns of co-speciation with hosts and destabilizing substitutions in ribosomal RNA. *Insect Mol Biol*, 10: 57-67.
- Stoll, S., H. Feldhaar & R. Gross, 2009. Transcriptional profiling of the endosymbiont *Blochmannia floridanus* during different developmental stages of its holometabolous ant host. *Environ Microbiol*, 11: 877-888.
- Stouthamer, R., R. F. Luck & W. D. Hamilton, 1990. Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to revert to sex. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 87: 2424-2427.
- Stouthamer, R., J. A. Breeuwer, R. F. Luck & J. H. Werren, 1993. Molecular identification of microorganisms associated with parthenogenesis. *Nature*, 361: 66-68.
- Stouthamer, R., 1997. *Wolbachia*-induced parthenogenesis. In: *Influential passengers. Inherited Microorganisms and Arthropod Reproduction* (S. L. O'Neill, A. A. Hoffmann & J. H. Werren, eds), pp. 102-124. Oxford University Press, Oxford.
- Stouthamer, R., J. A. Breeuwer & G. D. D. Hurst, 1999. *Wolbachia pipientis*: microbial manipulator of arthropod reproduction. *Annu Rev Microbiol*, 53: 71-102.
- Su, Q., X. M. Zhou & Y. J. Zhang, 2013. Symbiont-mediated functions in insect hosts. *Communicative & Integrative Biology*, 6: e23804.
- The International Aphid Genomics Consortium, 2010. Genome Sequence of the Pea Aphid *Acyrtosiphon pisum*. *PLoS Biol*, 8(2): e1000313.
- Turelli, M., A. A. Hoffmann & S. W. McKechnie, 1992. Dynamics of cytoplasmic incompatibility and mtDNA variation in natural *Drosophila simulans* populations. *Genetics*, 132: 713-723.
- Vorburger, C., C. Sandrock, A. Gousskov, L.E. Castañeda & J. Ferrari, 2009. Genotypic variation and the role of defensive endosymbionts in an all-parthenogenetic host-parasitoid interaction. *Evolution*. 63: 1439-1450.
- Wade, M. J. & N. W. Chang, 1995. Increased male fertility in *Tribolium confusum* beetles after infection with the intracellular parasite *Wolbachia*. *Nature*, 373: 72-74.
- Weiss, B. & S. Aksoy, 2011. Microbiome influences on insect host vector competence. *Trends Parasitol*, 27: 514-522.
- Werren, J. H., 1997. Biology of *Wolbachia*. *Ann Rev Entom*, 42: 587-609.
- Wilcox, J. L., H. E. Dunbar, R. D. Wolfinger & N. A. Moran, 2003. Consequences of reductive evolution for gene expression in an obligate endosymbiont. *Mol Microbiol*, 48: 1491-1500. Wilson, D. S. & E. Sober, 1989. "Reviving the Superorganism", *Journal of Theoretical Biology*, 136: 337-356.
- Wilson, D. S. & E. Sober, 1989. Reviving the superorganism. *Journal of Theoretical Biology*, 136 (3): 337-356.
- Wu, D., S. C. Daugherty, S. E. Van Aken, G. H. Pai, K. L. Watkins, H. Khouri, L. J. Tallon, J. M. Zaborsky, H. Dunbar & P.L. Tran, 2006. Metabolic complementarity and genomics of the dual bacterial symbiosis of sharpshooters. *PLoS Biol*, 4: e188.
- Zabalou, S., M. Riegler, M. Theodorakopoulou, C. Stauffer, C. Savakis & K. Bourtzis, 2004. *Wolbachia*-induced cytoplasmic incompatibility as a means for insect pest population control. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 15042-15045.
- Zhang, F., X. Li, Y. Zhang, B. Coates, X. Zhou & D. Cheng, 2015. Bacterial symbionts, Buchnera, and starvation on wing dimorphism in English grain aphid, *Sitobion avenae* (F.) (Homoptera: Aphididae). *Frontiers in Physiology*, 6: 155.
- Zilber-Rosenberg, I. & E. Rosenberg, 2008. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution. *FEMS Microbiology Reviews*, 32(5): 723-735.