

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2016.02.003

刺吸式昆虫次生内共生菌的研究进展

张焱^{1,2}, 张毅波², 张婧^{1,2}, 郭建洋², 郭建英², 刘怀¹, 万方浩^{2*}

¹西南大学植物保护学院, 重庆 400716; ²中国农业科学院植物保护研究所,
农业病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193

摘要: 蚜虫作为典型的刺吸式昆虫, 需要以取食植物韧皮部汁液来补充营养, 几乎所有蚜虫均带有一种能为其提供植物韧皮部缺失营养物质的初生共生菌 *Buchnera aphidicola*。此外, 蚜虫还可携带一种或多种次生内共生菌。在众多共生菌—寄主系统中, 蚜虫与其所带内共生菌间的互作研究最为透彻。虽然次生内共生菌对寄主的存活和生殖影响并不显著, 但其在寄主对环境耐受力、天敌防御能力等方面作用明显。本文在查阅大量蚜虫次生内共生菌相关文献的基础上, 着重对蚜虫次生内共生菌的种类及传播规律、次生内共生菌对蚜虫表型的影响、蚜虫次生内共生菌基因组学等方面的研究现状进行综述, 以求为刺吸式昆虫次生内共生菌的研究提供参考。

关键词: 刺吸式昆虫; 蚜虫; 内共生菌; 水平传播

Advances of the secondary endosymbionts in sap-feeding insects

Yan ZHANG^{1,2}, Yi-bo ZHANG², Jing ZHANG^{1,2}, Jian-yang GUO²,
Jian-ying GUO², Huai LIU¹, Fang-hao WAN^{2*}

¹College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400716, China; ²State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China

Abstract: As a typical sap-feeding insect, aphid requires a primary symbiont, *Buchnera aphidicola*, which can synthesize and provide some essential nutrients to the host. In addition, aphids may also be infected with one or more additional bacteria, called secondary or facultative symbionts that are mutualistic for various ecological interactions. Recently research on pea aphids has found that facultative symbionts protect against entomopathogenic fungi and parasitoid wasps, reduce detrimental effects of heat, and influence host plant suitability. Based on these results, we reviewed the literature relative to facultative symbionts of aphids and summarized the variety and modes of transmission of facultative symbionts in aphids, phenotypes associated with aphid facultative symbionts, and genomics of aphids symbionts to provide a baseline for the research of additional bacteria.

Key words: sap-feeding insect; aphid; endosymbiont; horizontal transmission

刺吸式昆虫通过取食植物韧皮部汁液来补充营养, 但其所取食的营养物质有限, 不能完全满足生命所需, 因此这类昆虫通常都携带一种或多种能够补充植物韧皮部缺失营养物质的内共生细菌。正因为这一特殊属性, 刺吸式昆虫与内共生菌相互作用的模式和机制也成为当前的研究热点。

蚜虫类害虫为典型的刺吸式昆虫, 几乎所有的蚜虫均带有一种能够为其提供植物韧皮部缺失营养物质的初生共生菌 *Buchnera aphidicola*。此外, 蚜虫还携带一种或多种次生内共生菌。虽然次生内

共生菌对寄主的存活和生殖影响并不显著, 但其在寄主对环境耐受力、天敌防御能力等方面作用明显。在众多共生菌—寄主系统中, 蚜虫与其所带内共生菌间的互作研究最为透彻。本文收集并整理了蚜虫次生内共生菌的相关文献, 着重对蚜虫次生内共生菌的种类及传播规律、次生内共生菌对蚜虫表型的影响、蚜虫次生内共生菌基因组学等方面的研究现状进行综述, 以期能为刺吸式昆虫次生内共生菌的研究提供参考。

收稿日期(Received): 2015-10-13 接受日期(Accepted): 2015-12-10

基金项目: 中国博士后科学面上基金(2015M570183); 国家重点基础研究发展规划(973)项目(2009CB119200); 公益性行业(农业)科研专项(201303019-02)

作者简介: 张焱, 女, 硕士研究生。研究方向: 入侵生物与昆虫生态学。E-mail: yanzhangliu@126.com

* 通讯作者(Author of correspondence), E-mail: wanfanghao@caas.cn

1 蚜虫次生内共生菌的种类及传播规律

1.1 蚜虫内共生菌的发现及种类鉴定

蚜虫携带的共生菌可分为专性初生共生菌 (obligate primary symbiont) 和兼性次生共生菌 (facultative secondary symbiont)。据报道,所有蚜虫都带有一种初生共生菌布赫纳氏菌 *Buchnera* sp., 属变形菌门 Proteobacteria γ -变形菌纲 Gammaproteobacteria 肠杆菌科 Enterobacteriaceae 布赫纳氏属 *Buchnera*。研究最多的初生共生菌是蚜虫布赫纳氏菌 *Buchnera aphidicola*。初生共生菌是蚜虫体内最原始也是最稳定的共生菌,只存在于蚜虫腹部血腔中特化的含菌胞 (bacteriocyte) 内,通过母代卵子垂直传播给下一代 (Munson *et al.*, 1991; Unterman *et al.*, 1989)。该菌能够提供寄主蚜虫所缺少的多种必需营养物质 (如多种氨基酸、维生素) (Nakabachi & Ishikawa, 1997), 对维持蚜虫营养代谢和正常生殖与发育发挥了重要作用 (Braendle *et al.*, 2003; Buchner, 1965; Douglas & Prosser, 1992)。

次生共生菌个体小,形状不规则,分布广泛 (既可分布于菌胞中,也可零星分布于昆虫血腔中),因此在早期研究中受到的关注较少,即使偶尔被观察或检测到也没有引起重视。这期间 (1930—1950年),德国著名昆虫微生物学家 Paul Buchner 和他的团队对蚜虫次生内共生菌进行了大量研究。他们利用简单的光学显微镜观察到了蚜虫体内的初生共生菌和一些次生共生菌,限于当时显微观测水平,并没有从细胞形态水平上鉴定次生共生菌的种类,但已经注意到这种共生菌不规则的分布规律,尤其以钢管蚜族 Macrosiphini 和大蚜族 Lachnini 居多。随着电子显微镜的应用,蚜虫内共生菌的形态描述和分布才进一步被明确 (Griffiths & Beck, 1973; Hinde, 1971; Mclean & Houk, 1973)。

随着分子生物学的发展,尤其是对昆虫共生菌基因序列的扩增 (PCR)、克隆和测序等技术的发展和运用,从分子水平上对蚜虫内共生菌种类的鉴定和系统发育关系的分析成为可能。Unterman *et al.* (1989) 首次基于蚜虫的 16s rRNA 序列分析了美国加利福尼亚地区蚜虫内共生菌的种类多样性及系统发育关系,研究结果揭示了初生共生菌 *Buchnera aphidicola* 属变形菌门 γ -变形菌纲,同时检测到少量属于肠杆菌科的次生内共生菌 (后被命名为 *Can-*

didatus Serratia symbiotica)。之后,类似研究大量出现。Chen *et al.* (1996) 和 Chen & Purcell (1997) 鉴定了美国加州豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* (Harris) 上带有的一种立克次氏体菌 *Richettsia* 和沙雷氏菌 *Serratia symbiotica*。Fukatsu *et al.* (2000) 发现,不同地理种群 (日本、法国和美国) 的豌豆蚜上仅有一种次生内共生菌 (沙雷氏菌),且基因序列完全相同。进一步分析发现,一种螺原体菌 *Spiroplasma* 最初起源于日本豆蚜品系 (Fukatsu *et al.*, 2001)。同时, Sandström *et al.* (2001) 通过对长管蚜族 Macrosiphine 的 15 个蚜虫种群系统发育分析发现,除初生共生菌 *B. aphidicola* 外,还有 3 种次生内共生菌存在于蚜虫体内,且都属于肠杆菌科: (1) R 类共生菌 (R-type), 与前期报道的沙雷氏菌 *S. symbiotica* 类似; (2) T 类共生菌 (T-type), 与前期在烟粉虱上鉴定的 *Candidatus Hamiltonella defensa* 类似; (3) U 类共生菌 (U-type), 为 *H. defensa* 的一种姐妹群,后被定名为 *Candidatus Regiella insecticola*。Russell *et al.* (2003) 通过对美国 15 个族的 75 种蚜虫内共生菌的分析发现,以上 3 种内共生菌广泛存在于各个蚜虫种群中,除此之外还含有一些属于肠杆菌科的其他次生内共生菌,如昆虫杀雄菌 *Arsenophonus*。Haynes *et al.* (2003) 在英格兰的 5 个蚜虫种群上也检测到了以上 3 种内共生菌和一种螺原体菌,但是携带情况并不稳定。在法国种群上,类似的结果也被检测到,另外还发现了立克次氏体 (Simon *et al.*, 2003)。然而在日本种群中,研究人员只检测到了除 *H. defensa* 外的 2 种肠杆菌科的共生菌,一种螺原体菌和立克次氏体 (Tsuchida *et al.*, 2002)。据此可知,蚜虫所携带的次生内共生菌随蚜虫种类和地理种群的变化呈现多样性。

1.2 蚜虫次生内共生菌的传播规律

蚜虫次生内共生菌大多存在于蚜虫的血淋巴中,有些也存在于菌胞中,主要随母代垂直传播。然而,有研究表明,次生内共生菌也可以在种内和种间发生水平传播。Chen & Purcell (1997) 通过比较蚜虫 *Macrosiphum rosae* (L.) 和 *A. kondoi* Shinji 的核糖体基因序列,发现两者可能携带相同的次生内共生菌,为次生内共生菌的水平传播提供了分子依据。进一步研究表明,带菌和不带菌的蚜虫同时取食一种寄主植物,不会导致共生菌的水平传播 (Chen *et al.*, 2000; Darby & Douglas, 2003), 但是当

感菌和不感菌的蚜虫在笼罩中混合饲养时,蚜虫体内的共生菌发生了水平传播(Oliver *et al.*, 2008)。蚜虫不会通过唾液将共生菌 *H. defensa* 注入植物组织,但是在寄主的蜜露和腹管分泌物中却检测到了共生菌(Darby & Douglas, 2003),这可能是共生菌发生水平传播的原因。此外,父代传播也可能在两性种群间发生水平传播,当带有次生内共生菌的雄性蚜虫尝试与雌性蚜虫交配时,尽管并没有发生受精,但是这种行为可能导致共生菌的传播;当母代和父代均带有不同内共生菌时,子代可能同时携带 2 种不同的共生菌(Moran & Dunbar, 2006)。

2 蚜虫次生内共生菌引起的寄主表型

多数蚜虫营孤雌产雌的生活方式,这有利于在室内建立基因型相同但所带共生菌不同的不同蚜虫种群或品系,进而研究特定的可遗传内共生菌对宿主的生态和生活史表型的影响,以明确不同内共生菌在寄主上的表型。

2.1 寄主防御效应

微生物,尤其是细菌,具有产生多种生物活性物质的能力(如毒素),有些昆虫能够利用这些物质保护自身,增加自身存活率、生殖能力或天敌死亡率。研究表明,*H. defensa* 内共生菌能够为昆虫提供抵御天敌的能力(Oliver & Moran, 2009)。

次生内共生菌能够提高蚜虫对其优势寄生蜂阿尔韦蚜茧蜂 *Aphidius ervi* 的防御能力。Oliver *et al.* (2003) 发现寄生蜂 *A. ervi* 在携带不同次生内共生菌的 3 种美国地理种群的豌豆蚜(亚利桑那州 Tucson, 纽约州 Cayuga, 纽约州 Tompkins) 上的寄生率不同。只携带 *S. symbiotica* 和 *H. defensa* 的蚜虫品系寄生蜂的寄生率显著降低。进一步研究发现,携带不同 *H. defensa* 且具有相同遗传背景的蚜虫对寄生蜂的防御能力也不同,而携带相同 *H. defensa* 的不同遗传背景的蚜虫对寄生蜂的防御能力无差别(Oliver *et al.*, 2005),说明内共生菌才是引起蚜虫对寄生蜂防御能力差异的主要因子。在英国也发现类似结果(Ferrari *et al.*, 2001, 2004)。

不带菌的蚜虫品系对寄生蜂表现出较高的敏感性,表明蚜虫本身可能缺少对寄生蜂有效的防御机制。一般蚜虫对寄生蜂具有较弱的自我防御能力,甚至细胞内没有胞囊反应(Bensadia *et al.*, 2006)。然而,当蚜虫感染 *H. defensa* 后,寄生蜂的

寄生率显著降低,这表明感染次生内共生菌可能为豌豆蚜提供了抵御寄生蜂攻击的能力。进一步研究表明,感染 *H. defensa* 的蚜虫对寄生蜂所产生的抗性是由一类外来噬菌体引起,称为豌豆蚜次生内共生菌(*A. pisum* secondary endosymbiont, APSE) (Degnan & Moran, 2008a; Moran *et al.*, 2005; Oliver *et al.*, 2009; van der Wilk *et al.*, 1999)。 *H. defensa* 的改变由其所带噬菌体种类(APSE-1, APSE-2 等)的变化引起,不同的噬菌体编码含不同的毒素蛋白,进而导致蚜虫产生不同程度的防御力(Degnan & Moran, 2008b; Moran *et al.*, 2005)。感染 APSE-2 (编码了一种细胞致死膨胀毒素)的 *H. defensa* 蚜虫可获得中等水平的寄生蜂防御能力,导致近 40% 的寄生蜂死亡(Oliver *et al.*, 2003, 2005);然而,带有 APSE-3 (编码一种 YD-重复蛋白质, Degnan & Moran, 2008a) 的 *H. defensa* 蚜虫具有较高水平的寄生蜂防御力,引起超过 85% 的寄生蜂死亡(Oliver *et al.*, 2005)。相反,不带 APSE 但含有 *H. defensa* 的蚜虫,尽管含有的 10 个染色体位点与高防御力的 APSE-3 相似性非常高,但仅表现出较低的寄生蜂防御力(约 15%) (Oliver *et al.*, 2005)。室内环境下,仅含有 *H. defensa* 的蚜虫种群对寄生蜂的防御力显著降低(Oliver *et al.*, 2009)。进一步研究发现, APSE 噬菌体的缺失不仅改变了带 *H. defensa* 蚜虫对寄生蜂的防御力,而且进一步延缓了蚜虫的产卵时间,并降低了后代个体的大小和总的生殖力(Weldon *et al.*, 2013)。

共生菌增加了蚜虫对天敌的防御能力,那么天敌会采取何种措施应对这一改变? Oliver *et al.* (2012) 发现,阿尔韦蚜茧蜂在选择性试验中倾向于在不带共生菌的蚜虫上产 1 粒卵,而在含有共生菌的蚜虫上产 2 粒或更多卵。寄生蜂这种产卵行为的改变可以增加寄生蜂克服蚜虫防御能力的机率,表明寄生蜂对蚜虫是否带菌具有一定的识别和选择能力;同时表明,天敌昆虫并不是防御性共生菌的被动牺牲品,蚜虫和寄生蜂之间可能存在一种由共生菌调控的协同进化竞争的关系。

除了能改变蚜虫对寄生性天敌的防御能力外,内共生菌也能改善其对一些有害微生物的防御能力。蚜虫的专一性虫生真菌——新蚜虫病霉 *Pandora neoaphidis* 利用孢子发芽产生菌丝,寄生于蚜虫的表皮,进而侵入蚜虫外壳并杀死蚜虫。Ferrari

et al. (2001) 发现,感染 *R. insecticola* 的不同豌豆蚜种群对新蚜虫痂霉的防御力不同。另外, Scarborough *et al.* (2005) 将带有 *R. insecticola* 的蚜虫体液显微注射到不带菌的个体中,发现蚜虫对真菌 *Pandora* 的防御力显著增加。

2.2 温度耐受性

一个物种能够耐受的温度范围和变化强度是决定该物种地理分布范围的重要因子。许多蚜虫不耐高温,在高温下常常表现为存活率、生殖力降低,发育速率加快(Chen *et al.*, 2000)。研究表明,低于 25~28 °C,多种蚜虫适合度显著降低;超过 38~40 °C,大多数蚜虫不能存活(Chen *et al.*, 2000; Fenjves, 1945; Ma *et al.*, 2004; Turak *et al.*, 1998)。这种情况下,蚜虫体内类菌体和 *B. aphidicola* 细胞的数量迅速降低(Douglas, 1989; Montllor *et al.*, 2002; Ohtaka & Ishikawa, 1991)。

在炎热地区(如美国加利福尼亚中部山谷),豌豆蚜的 *S. symbiotica* 感染率达 80%。当带 *S. symbiotica* 或 *Rickettsia* 的蚜虫个体经低温处理后转移到常温 25 °C 下,生殖力显著高于不带菌的处理。然而,2 个带菌蚜虫种群的适合度并没有表现出显著的差异,表明共生菌与蚜虫基因型对其生活史的影响存在一定的交互效应(Chen *et al.*, 2000)。经 39 °C 高温处理 4 h 后,50% 带 *S. symbiotica* 的蚜虫种群能恢复生殖力,但不带菌的蚜虫种群几乎丧失生殖能力(Montllor *et al.*, 2002)。当较低龄期蚜虫若虫遭受热击时,*S. symbiotica* 的保护效应更加显著。热处理后,带 *S. symbiotica* 的蚜虫保持了 70% 的类菌体细胞,不带菌的蚜虫仅仅维持了 7%,这一结果表明,蚜虫感染 *S. symbiotica*, 保护了共生菌 *B. aphidicola* 免受高温的损害(Montllor *et al.*, 2002)。

Russell & Moran (2006) 通过对美国亚利桑那、威斯康星和纽约 3 个地区的豌豆蚜种群研究发现,高温条件下,*S. symbiotica* 对蚜虫的存活率、发育历期和生殖力存在促进作用,不同的共生菌品系对蚜虫具有不同的保护水平。从高纬度气温较低的地区(威斯康星和纽约)分离到的 *S. symbiotica* 与亚利桑那品系在高温条件下相比,其对蚜虫具有较低的保护能力。2 种共生菌(*H. defensa* 和 *R. insecticola*) 在高温下对蚜虫的保护效应不同,前者能够提高蚜虫的存活率,但是对生殖力和发育历期影响不大。此外,*B. aphidicola* 的热击基因启动子的重复

突变对豌豆蚜的高温耐受性起到了一定作用,这可能是由于兼性共生菌对蚜虫高温耐受力的影响产生交互效应(Dunbar *et al.*, 2007)。田间蚜虫种群遭受高温处理时,带 *S. symbiotica* 且 *B. aphidicola* 启动子活跃的蚜虫的高温耐受性要显著高于不带菌且启动子不活跃的蚜虫(Harmon *et al.*, 2009)。然而,耐高温的蚜虫因为密度效应更容易遭受天敌的捕食,这也表明了环境对蚜虫自然种群影响的复杂性。

2.3 寄主植物的相互作用

针对世界范围内豌豆蚜的调查结果显示,感染 *R. insecticola* 和以三叶草为寄主的蚜虫具有相关性(Ferrari *et al.*, 2004; Leonardo & Muir, 2003; Simon *et al.*, 2003; Tsuchida *et al.*, 2002)。Leonardo & Muir (2003) 发现,感染 *R. insecticola* 的蚜虫在紫花苜蓿上不能存活,但在三叶草上生殖力最高,2 倍于带其他共生菌的蚜虫种群;带 *H. defensa* 的蚜虫在紫花苜蓿上的生殖力比带 *S. symbiotica* 的蚜虫多出 50%。在日本,*R. insecticola* 的感染促进了豌豆蚜在白三叶草上的表现,但是在野豌豆上却没有。当利用氨基青霉素去除蚜虫体内的共生菌后,蚜虫在白三叶草上的生殖力下降了 50%;然而,当蚜虫再次人为获得共生菌时,蚜虫的生殖力又完全恢复(Tsuchida *et al.*, 2004)。Leonardo (2004) 在美国加州的研究却发现,感染 *R. insecticola* 对取食白三叶草的豌豆蚜种群并不存在促进作用。另外,以 5 种欧洲豆蚜为研究对象的研究证实,只有一种感染 *R. insecticola* 的蚜虫能够显著增加对红三叶草的取食(Ferrari *et al.*, 2007)。

感染 *R. insecticola* 和利用三叶草作为寄主植物间的关联也可能被其他因子影响。如 *R. insecticola* 和三叶草之间的相关性可以用来解释由 *R. insecticola* 引起的对新蚜虫痂霉的抗性。当寄主植物为三叶草时,蚜虫遇到致病真菌的可能性要大大高于其他寄主植物。次生内共生菌也能通过为蚜虫补充营养来增加营养供给,或通过为初生共生菌 *B. aphidicola* 或蚜虫竞争基本营养物质来改变蚜虫在寄主植物上的表现。Douglas *et al.* (2006) 通过对含有不同糖类和氨基酸浓度的人工饲料的研究证明,感染不同共生菌(*H. defensa*、*R. insecticola* 或 *S. symbiotica*) 的蚜虫生长速率受到的影响是有限的。*S. symbiotica* 的含量随着食物中氮含量的降低而增

加,这可能会影响到蚜虫在低氮植物上的表现 (Wilkinson *et al.*, 2007)。蚜虫 *A. fabae* 在野芝麻上表现出了较低的适合度,感染 *R. insecticola* 或 *S. symbiotica* 进一步降低了蚜虫的表现 (Chandler *et al.*, 2008)。该研究也发现,当蚜虫取食野芝麻和低氮的人工食物时,2 种共生菌的含量显著增加,这表明低氮食物和次生内共生菌密度的增加可能导致蚜虫活力下降。因此,在某种情况下,感染次生内共生菌可以促使蚜虫利用额外的食物资源而扩大寄主可利用食物资源的范围 (Tsuchida *et al.*, 2004)。虽然许多研究都已发现共生菌能够影响寄主与植物之间的互作,但是当前还主要集中于生态行为规律的研究,关于生理生化及分子机制的研究仍有所欠缺。

3 蚜虫次生内共生菌基因组学

基因组序列和基因表达分析越来越成为研究人员解答生态、进化及相关基因功能研究的常用手段。Shigenobu *et al.* (2000) 从碗豆蚜上获得了第 1 个布赫纳氏菌 *B. aphidicola* 的基因组。Febvay *et al.* (1999) 发现,大约 10% 的基因与植物韧皮部体液中较低浓度的必需氨基酸的合成相关,验证了初生共生菌具有合成营养物质的功能。分析次生共生菌的基因组序列是解析其进化和功能作用的有效方法。专性胞内病菌和共生菌,如 *B. aphidicola*, 倾向于具有较小(小于 1 Mb)的、快速进化、富含 A+T 基因组和表现为最小水平基因转移 (HGT) 或移动的基因。而独立生存的细菌和病菌(如 *Escherichia* 和 *Pseudomonas*), 具有较大的基因组(大致 3~6 Mb)、适度的 A+T 组成、HGT 频率和移动基因。目前,蚜虫次生内共生菌研究最为透彻的是 *H. defensa*。

H. defensa 的基因组大小为 2.1 Mb, 含有 40% 的 G+C, 染色体上的 *mmg*(*gidA*) 和 *mioC* 之间具有典型的复制起点 (*oriC*)。在全部的编码序列 (coding sequences, CDS) 中,超过 79% (达 1665 条) 能够在 Genbank 中找到同源序列 (Degnan *et al.*, 2009), 这与前期分子和系统发育的研究结果一致 (Degnan & Moran, 2008a; Russell *et al.*, 2003; Sandström *et al.*, 2001)。此外,*H. defensa* 基因编码合成 2 种必需氨基酸和 7 种非必需氨基酸,还能合成除维生素 B₁ 和维生素 B₅ 之外的大多数必需维生素。与初生共生菌缺乏能量代谢物的运输机制不同,*H. defensa* 积极参与运输已有氨基酸,还编码

了许多生成和调节细胞结构的基因,说明它具有可在健康蚜虫之间传播和提高寄主对寄生蜂防御能力的双重作用 (Degnan *et al.*, 2009)。

与初生共生菌 *B. aphidicola* 稳定的基因组不同,*H. defensa* 基因组高度可变,具有较强的水平基因转移、重组和转座活性。*H. defensa* 基因组还包含溶原性噬菌体 APSE 序列信息,是整个基因组中唯一的活性噬菌体。7 个 APSE 品系的基因序列编码了不同的真核毒素,这些毒素与蚜虫对寄生蜂的防御能力水平相关 (Degnan & Moran, 2008a)。*H. defensa* 染色体也编码了一类公认的毒力位点,包括 10 个效应蛋白、2 个 Type-3 分泌系统 (Type-3 secretion system, T3SS)、10 种完整及 22 种不完整的 RTX 毒素蛋白 (Degnan *et al.*, 2009)。在肠杆菌科病原菌中(包括沙门氏菌 *Salmonella* 和耶尔森氏鼠疫杆菌 *Yersinia*), Type-3 型分泌系统具有入侵真核细胞的功能,并且这些基因的存在是 *H. defensa* 潜在入侵的证据,与其感染和固定在新的寄主中的功能一致 (Degnan *et al.*, 2009)。

4 结语与展望

昆虫内共生菌是当前昆虫学领域的研究热点之一 (Oliver *et al.*, 2010)。在分子生物学、基因组学、转录组和蛋白质组学高速发展的前提下,采用实验生物学和分子生物学相结合的方法,明确共生菌多样性和特异性的功能机制将是下一步的重点研究方向。随着越来越多共生菌基因组的发表,研究人员能够采用更多手段研究和探求共生菌与寄主昆虫的相互作用模型和分子机制,及共生菌间的相互作用等。到目前为止,蚜虫,尤其是豌豆蚜,是研究多种可遗传共生菌最好的模式昆虫,且这些研究可以进一步扩展到其他昆虫中去 (Hansen *et al.*, 2007)。

内共生菌在植物—害虫—天敌间的相互作用模式和机制也是当前的研究热点之一。经典的生物防治通常利用专一性天敌(寄生蜂、捕食性天敌和病原菌等)控制植食性害虫种群。然而,防御性共生菌能够增加寄主对天敌的防御力,可能会降低原有天敌的防治效力。另外,对于利用植食性昆虫防治杂草的生物防治案例而言,防御性共生菌可能会增加这类植食性昆虫对天敌的防御力,有利于种群的建立和扩张,提高生物防治的效力。因此,深入探究共生菌对植物—昆虫—天敌 3 级营养链的作用和影响机制具有重要的理论和实际意义。

寄主植物的转换或范围的扩大能够改变昆虫的分布和扩散,所以防御性共生菌,如 *H. defensa*, 可能影响昆虫获取新寄主或入侵到新的地理区域的能力。次生内共生菌对寄主昆虫的作用相当于细菌中水平传播基因的作用,即允许随时从外界资源获得新的能力,同时允许被选择的基因稳定地转移到另一个物种。这种进化模型与传统的动物基因和生活史进化的观点完全相反:昆虫能够规律性地获得新的能力并且稳定地遗传多代。因此,对共生菌的研究可能会进一步揭示不同昆虫对不同环境、寄主或生境的适应机制。

当前,大多数关于内共生菌的研究工作集中于几种主要的刺吸式昆虫,如蚜虫、粉虱、叶蝉、书虱等,还需进一步探明共生菌在其他昆虫中的分布与作用,进而阐明它们对昆虫种群生物学的影响。

参考文献

- Bensadia F, Boudreault S, Guay J F, Michaud D and Cloutier C, 2006. Aphid clonal resistance to a parasitoid fails under heat stress. *Journal of Insect Physiology*, 52(2): 146–157.
- Braendle C, Miura T, Bickel R, Shingleton A W, Kambhampati S and Stern D L, 2003. Developmental origin and evolution of bacteriocytes in the phid — *Buchnera symbiosis*. *PLoS Biology*, 1(1): 70–76.
- Buchner, 1965. *Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms*. New York: Interscience.
- Chandler S M, Wilkinson T L and Douglas A E, 2008. Impact of plant nutrients on the relationship between a herbivorous insect and its symbiotic bacteria. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275: 565–570.
- Chen D Q, Campbell B C and Purcell A H, 1996. A new *Rickettsia* from a herbivorous insect, the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris). *Current Microbiology*, 33(2): 123–128.
- Chen D Q, Montllor C B and Purcell A H, 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.
- Chen D Q and Purcell A H, 1997. Occurrence and transmission of facultative endosymbionts in aphids. *Current Microbiology*, 34(4): 220–225.
- Darby A C and Douglas A E, 2003. Elucidation of the transmission patterns of an insect-borne bacterium. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(8): 4403–4407.
- Degnan P H and Moran N A, 2008a. Diverse phage-encoded toxins in a protective insect endosymbiont. *Applied and Environmental Microbiology*, 74(21): 6782–6791.
- Degnan P H and Moran N A, 2008b. Evolutionary genetics of a defensive facultative symbiont of insects: exchange of toxin-encoding bacteriophage. *Molecular Ecology*, 17(3): 916–929.
- Degnan P H, Yu Y, Sisneros N, Wing R A and Moran N A, 2009. *Hamiltonella defensa*, genome evolution of protective bacterial endosymbiont from pathogenic ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(22): 9063–9068.
- Douglas A E, 1989. Mycetocyte symbiosis in insects. *Biological Reviews*, 64(4): 409–434.
- Douglas A E, Francois C L M J and Minto L B, 2006. Facultative ‘secondary’ bacterial symbionts and the nutrition of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Physiological Entomology*, 31(3): 262–269.
- Douglas A E and Prosser W A, 1992. Synthesis of the essential amino acid tryptophan in the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) symbiosis. *Journal of Insect Physiology*, 38(8): 565–568.
- Dunbar H E, Wilson A C C, Ferguson N R and Moran N A, 2007. Aphid thermal tolerance is governed by a point mutation in bacterial symbionts. *PLoS Biology*, 5(5): e96.
- Febvay G, Rahbé Y, Rynkiewicz M, Guillaud J and Bonnot G, 1999. Fate of dietary sucrose and neosynthesis of amino acids in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, reared on different diets. *The Journal of Experimental Biology*, 202(19): 2639–2652.
- Fenjves P, 1945. Beiträge zur kenntnis der blattlaus *Myzus (Myzodes) persicae* sulz., überträgerin der blattrollkrankheit der kartoffel. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 19: 489–611.
- Ferrari J, Darby A C, Daniell T J, Godfray H C J and Douglas A E, 2004. Linking the bacterial community in pea aphids with host-plant use and natural enemy resistance. *Ecological Entomology*, 29(1): 60–65.
- Ferrari J, Müller C B, Kraaijeveld A R and Godfray H C J, 2001. Clonal variation and covariation in aphid resistance to parasitoids and a pathogen. *Evolution*, 55(9): 1805–1814.
- Ferrari J, Scarborough C L and Godfray H C J, 2007. Genetic variation in the effect of a facultative symbiont on host-plant use by pea aphids. *Oecologia*, 153(2): 323–329.
- Fukatsu T, Nikoh N, Kawai R and Koga R, 2000. The secondary endosymbiotic bacterium of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Insecta: Homoptera). *Applied and Environmental Microbiology*, 66(7): 2748–2758.
- Fukatsu T, Tsuchida T, Nikoh N and Koga R, 2001. *Spiroplasma symbiont* of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Insecta:

- Homoptera). *Applied and Environmental Microbiology*, 67 (3): 1284–1291.
- Griffiths G W and Beck S D, 1973. Intracellular symbiotes of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Journal of Insect Physiology*, 19(1): 75–84.
- Hansen A K, Jeong G, Paine T D and Stouthamer R, 2007. Frequency of secondary symbiont infection in an invasive psyllid relates to parasitism pressure on a geographic scale in California. *Applied and Environmental Microbiology*, 73 (23): 7531–7535.
- Harmon J P, Moran N A and Ives A R, 2009. Species response to environmental change: impacts of food web interactions and evolution. *Science*, 323: 1347–1350.
- Haynes S, Darby A C, Daniell T J, Webster G, van Veen F J F, Godfray H C J, Prosser J I and Douglas A E, 2003. Diversity of bacteria associated with natural aphid populations. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(12): 7216–7223.
- Hinde R, 1971. The fine structure of the mycetome symbiotes of the aphids *Brevicoryne brassicae*, *Myzus persicae*, and *Macrosiphum rosae*. *Journal of Insect Physiology*, 17(10): 2035–2085.
- Leonardo T E, 2004. Removal of a specialization-associated symbiont does not affect aphid fitness. *Ecology Letters*, 7 (6): 461–468.
- Leonardo T E and Muiru G T, 2003. Facultative symbionts are associated with host plant specialization in pea aphid populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(S2): S209–S212.
- Ma C S, Hau B and Poehling H M, 2004. Effects of pattern and timing of high temperature exposure on reproduction of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 110(1): 65–71.
- McLean D L and Houk E J, 1973. Phase contrast and electron microscopy of the mycetocytes and symbiotes of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Journal of Insect Physiology*, 19 (3): 625–629, 631–633.
- Montllor C B, Maxmen A and Purcell A H, 2002. Facultative bacterial endosymbionts benefit pea aphids *Acyrtosiphon pisum* under heat stress. *Ecological Entomology*, 27(2): 189–195.
- Moran N A, Russell J A, Koga R and Fukatsu T, 2005. Evolutionary relationships of three new species of Enterobacteriaceae living as symbionts of aphids and other insects. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(6): 3302–3310.
- Moran N A and Dunbar H E, 2006. Sexual acquisition of beneficial symbionts in aphids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(34): 12803–12806.
- Munson M A, Baumann P and Kinsey M G, 1991. *Buchnera* gen. nov. and *Buchnera aphidicola* sp. nov., a taxon consisting of the mycetocyte-associated, primary endosymbionts of aphids. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 41 (4): 566–568.
- Nakabachi A and Ishikawa H, 1997. Differential display of mRNAs related to amino acid metabolism in the endosymbiotic system of Aphids. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 27: 1057–1062.
- Ohtaka C and Ishikawa H, 1991. Effects of heat-treatment on the symbiotic system of an aphid mycetocyte. *Symbiosis*, 11 (1): 19–30.
- Oliver K M, Degnan P H, Burke G R and Moran N A, 2010. Facultative symbionts in Aphids and the horizontal transfer of ecologically important traits. *Annual Review of Entomology*. 55: 247–266.
- Oliver K M, Russell J A, Moran N A and Hunter M S, 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.
- Oliver K M, Moran N A and Hunter M S, 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 K M, Campos J, Moran N A and Hunter M S, 2008. Population dynamics of defensive symbionts in aphids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275: 293–299.
- Oliver K M, Degnan P H, Hunter M S and Moran N A, 2009. Bacteriophages encode factors required for protection in a symbiotic mutualism. *Science*, 324: 992–994.
- Oliver K M and Moran N A, 2009. Defensive symbionts in aphids and other insects//White J F and Torres M S. *Defensive Mutualism in Microbial Symbiosis*. Boca Raton, FL: CRC Press: 129–147.
- Oliver K M, Noge K, Huang E M, Campos J M, Becerra J X and Hunter M S, 2012. Parasitic wasp responses to symbiont-based defense in aphids. *BMC Biology*, 10(1): 11.
- Russell J A, Latorre A, Sabater-Muñoz B, Moya A and Moran N A, 2003. Side-stepping secondary symbionts: widespread horizontal transfer across and beyond the *Aphidoidea*. *Molecular Ecology*, 12(4): 1061–1075.

(下转第 122 页)

and morphological evidence. *Plant Systematics and Evolution*, 301(5): 1517–1541.

Leiss K A, 2011. Management practices for control of ragwort species. *Phytochemistry Reviews*, 10(1): 153–163.

McLaren D A, Ireson J E and Kwong R M, 2000. Biological control of ragwort (*Senecio jacobaea* L.) in Australia//Spencer N R. *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*. Bozeman, Montana, USA: Montana State University: 67–79.

Pyšek P, Richardson D M, Rejmánek M, Webster G L, Williamson M and Kirschner J, 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxono-

mists and ecologists. *Taxon*, 53(1): 131–143.

Wang R and Wang Y Z, 2006. Invasion dynamics and potential spread of the invasive alien plant species *Ageratina adenophora* (Asteraceae) in China. *Diversity and Distributions*, 12(4): 397–408.

Xu H G, Qiang S, Genovesi P, Ding H, Wu J, Meng L, Han Z M, Miao J L, Hu B S, Guo J Y, Sun H Y, Huang C, Lei J C, Le Z F, Zhang X P, He S P, Wu Y, Zheng Z, Chen L and Jarošík V, 2012. An inventory of invasive alien species in China. *NeoBiota*, 15: 1–26.

(责任编辑:郭莹)

(上接第 98 页)

Russell J A and Moran N A, 2006. Costs and benefits of symbiont infection in aphids: variation among symbionts and across temperatures. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273: 603–610.

Sandström J P, Russell J A, White J P and Moran N A, 2001. Independent origins and horizontal transfer of bacterial symbionts of aphids. *Molecular Ecology*, 10(1): 217–228.

Scarborough C L, Ferrari J and Godfray H C J, 2005. Aphid protected from pathogen by endosymbiont. *Science*, 310: 1781.

Shigenobu S, Watanabe H, Hattori M, Sakaki Y and Ishikawa H, 2000. Genome sequence of the endocellular bacterial symbiont of aphids *Buchnera* sp. APS. *Nature*, 407: 81–86.

Simon J C, Carré S, Boutin M, Prunier-Leterme N, Sabater-Muñoz B, Latorre A and Bournoville R, 2003. Host-based divergence in populations of the pea aphid: insights from nuclear markers and the prevalence of facultative symbionts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270: 1703–1712.

Tsuchida T, Koga R, Shibao H, Matsumoto T and Fukatsu T, 2002. Diversity and geographic distribution of secondary endosymbiotic bacteria in natural populations of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Molecular Ecology*, 11(10): 2123–2135.

Tsuchida T, Koga R and Fukatsu T, 2004. Host plant speciali-

zation governed by facultative symbiont. *Science*, 303: 1989.

Turak E, Talent R, Sunnucks P and Hales D F, 1998. Different responses to temperature in three closely-related sympatric cereal aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86(1): 49–58.

Unterman B M, Baumann P and McLean D L, 1989. Pea aphid symbiont relationships established by analysis of 16S rRNAs. *Journal Bacteriology*, 171(6): 2970–2974.

van der Wilk F, Dullemans A M, Verbeek M and van den Heuvel J F J M, 1999. Isolation and characterization of APSE-1, a bacteriophage infecting the secondary endosymbiont of *Acyrtosiphon pisum*. *Virology*, 262(1): 104–113.

Weldon S R, Strand M R and Oliver K M, 2013. Phage loss and the breakdown of a defensive symbiosis in aphids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280: 2012–2103.

Wilkinson T L, Koga R and Fukatsu T, 2007. Role of host nutrition in symbiont regulation: impact of dietary nitrogen on proliferation of obligate and facultative bacterial endosymbionts of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Applied and Environmental Microbiology*, 73(4): 1362–1366.

(责任编辑:郭莹)