

蚜虫与其初级内共生菌进化关系：假说及演化机理

黄晓磊¹, 刘琳^{1,2}, 乔格侠^{1,*}

(1. 中国科学院动物研究所, 动物进化与系统学重点实验室, 北京 100101; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 蚜虫是半翅目 (Hemiptera) 中一类取食植物韧皮部汁液的昆虫, 由于具有一些独特的生物学特征, 是研究重要适应进化问题的理想模型。蚜虫体内存在一类专性的胞内共生菌 *Buchnera*, 对于蚜虫营养代谢和正常发育有重要贡献, 被称为蚜虫的初级内共生菌。蚜虫-*Buchnera* 是研究共生关系的理想模型, 两者系统发育格局的研究有助于理解生物间专性共生关系的演化。本文系统综述了两者在不同分类水平 (高级阶元、低级阶元) 上的系统发育关系研究。现有证据暗示: 两者在低级阶元水平上具有系统发育一致性, 而在高级阶元水平上可能没有平行演化关系, 这些对早期研究提出的平行演化假说提出了质疑。在现有研究的基础上, 本文建议从增加取样类群、增加基因数目和数据量、系统发育一致性检验等几个方面开展更深入的系统发育研究, 并开展 *Buchnera* 的转移实验, 从而检验 *Buchnera* 的横向转移及其基因在不同蚜虫支系中的进化速率一致性, 以便更客观地揭示蚜虫-*Buchnera* 的进化关系。

关键词: *Buchnera*; 胞内共生; 平行演化; 系统发育关系; 高级阶元; 横向转移

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2011)05-0582-07

Evolutionary relationships between aphids and their primary endosymbionts: hypotheses and evolution mechanisms

HUANG Xiao-Lei¹, LIU Lin^{1,2}, QIAO Ge-Xia^{1,*} (1. Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Aphids are a group of phloem-feeding hemipteran insects. Due to their some unique biological features, aphids are good model organisms for understanding many significant theoretical issues in adaptive evolution. Aphids maintain an obligate endosymbiotic association with *Buchnera*, their primary endosymbionts, which are nutritionally and developmentally indispensable to aphids. Studies on phylogenetic relationships between aphids and *Buchnera* help us understand the evolution of obligate symbiosis. In this article we reviewed the advances in phylogenetic relationships between aphids and *Buchnera* at different taxonomic levels (from higher to lower). Available evidences indicate that parallel diversifications of aphids and *Buchnera* occur at lower taxonomic level. However, such relationships may not exist at higher taxonomic level, which contradicts with the traditionally accepted parallelism hypothesis. On the basis of the detailed review of previous studies, it is proposed that more taxonomic groups should be sampled and more genomic data as well as robust phylogenetic concordance tests should be used. Furthermore, *Buchnera* horizontal transfer and consistency of evolutionary rates of *Buchnera* genes among different aphid lineages should be investigated to clarify the evolutionary relationships between aphids and *Buchnera*.

Key words: *Buchnera*; endosymbiosis; parallel evolution; phylogenetic relationship; higher taxonomic level; horizontal transfer

蚜虫类包括蚜总科 (Aphidoidea)、球蚜总科 (Adelgoidea) 和根瘤蚜总科 (Phylloxeroidea), 是半翅目 (Hemiptera) 昆虫中一个较大的类群, 世界已知 4 700 余种。由于蚜虫类具有周期性的孤雌生

殖、复杂多样的生活史、胞内共生细菌、多样化的虫瘿及明显的行为分化等生物学特征, 是研究重要适应进化问题的理想模型 (黄晓磊和乔格侠, 2006)。

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30830017, 30900133); 国家杰出青年科学基金 (31025024); 国家基础科学人才培养基金 (NSFC-J0930004); 中国科学院动物进化与系统学重点实验室开放课题 (0529YX5105)

作者简介: 黄晓磊, 男, 1981 年生, 河北宁晋人, 博士, 研究方向为生物地理学及蚜虫类进化生物学, E-mail: huangxl@ioz.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: qiaogx@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2011-01-21; 接受日期 Accepted: 2011-03-10

蚜虫类刺吸取食植物韧皮部汁液, 但由于韧皮部汁液所提供的必需氨基酸不足 (Douglas, 1993), 并且蚜虫本身不能合成多种必需氨基酸, 如组氨酸、赖氨酸、蛋氨酸、色氨酸、缬氨酸、精氨酸等 (The International Aphid Genomics Consortium, 2010), 这样的取食策略表面上看不利于蚜虫生长和繁衍。然而, 蚜虫类体内存在一类专性胞内共生细菌 *Buchnera*, 被称为蚜虫的初级内共生菌, 该类细菌能够提供其蚜虫寄主所缺乏的必需氨基酸和维生素, 对蚜虫营养代谢和正常发育有重要贡献 (Buchner, 1965; Munson *et al.*, 1991b; Douglas and Prosser, 1992; Baumann *et al.*, 1995; Nakabachi and Ishikawa, 1997)。

Buchnera 隶属于变形菌门 (Proteobacteria)、 γ -变形菌纲 (Gammaproteobacteria) 的肠杆菌科 (Enterobacteriaceae), 该属目前已知 1 种, 即 *Buchnera aphidicola*, 并只存在于蚜虫类中 (Unterman *et al.*, 1989; Munson *et al.*, 1991b)。*Buchnera* 位于蚜虫血腔中特化的含菌胞 (bacteriocyte) 内, 在亲代和子代之间母系垂直传递, 并且离开蚜虫寄主不能存活 (Buchner, 1965; Braendle *et al.*, 2003)。基于最近获得的豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 基因组及 *Buchenra* 基因组的广泛分析, 更清楚地揭示了两者在氨基酸合成方面存在广泛互补——*Buchnera* 为蚜虫提供必需氨基酸, 而蚜虫为 *Buchnera* 提供非必需氨基酸, 并共享某些代谢途径 (The International Aphid Genomics Consortium, 2010; Wilson *et al.*, 2010)。早期有研究认为蚜虫和 *Buchnera* 间的内共生关系可能起源于一次单独的侵染事件, 并至少形成于 160 ~ 280 mya (million years ago) (Munson *et al.*, 1991a; Moran *et al.*, 1993)。

内共生关系 (endosymbiosis) 一直是生物学的热点, 对于理解生物间关系的演化及细胞器起源等有重要意义。专性内共生关系使得蚜虫-*Buchnera* 成为研究共生关系的理想模型, 目前的研究更多的侧重于从生理和基因组数据来理解两者之间的营养代谢关系以及 *Buchnera* 基因组进化 (Baumann *et al.*, 1995; Nakabachi and Ishikawa, 1997; Shigenobu *et al.*, 2000; Nakabachi *et al.* 2005; Thomas *et al.*, 2009; Nikoh *et al.*, 2010; Wilson *et al.*, 2010)。然而, 要理解这种专性共生关系是如何演化的, 需要基于系统发育分析深入研究两者的进化关系。早期有研究基于少数蚜虫高级阶元类群及其 *Buchnera* 的系统发育关系, 提出蚜虫-*Buchnera* 平行演化假

说 (parallelism hypothesis) (Munson *et al.*, 1991a; Moran *et al.*, 1993), 但越来越多的证据显示当时的研究存在不足, 并且在高级阶元 (科级或亚科级) 和低级阶元 (属级及以下) 水平上两者间关系模式可能有一定差别, 并从不同方面反映了两者间进化关系。为了更好地理解目前蚜虫-*Buchnera* 系统发育研究现状, 以及已有证据所反映的两者进化关系, 本文系统综述了不同层次的相关研究, 详细讨论了前人提出的平行演化假说的局限性, 进一步提出了可能的演化机理, 并就如何更好地理解两者进化关系提出了建议。

1 高级阶元水平上两者的进化关系

Buchnera 一般被认为存在于所有的蚜虫物种中 (Buchner, 1965), 后续研究对 *Buchnera* 的检测以及该细菌母系垂直传递的特点也证实了这一点 (Baumann *et al.*, 1995)。*Buchnera* 在现生蚜虫类中的分布, 暗示现生蚜虫类的共同祖先已经与 *Buchnera* 建立了联系。通过对 4 个主要蚜虫类群 [蚜科 (Aphididae), 斑蚜科 (Drepanosiphidae), 纡蚜科 (Mindaridae) 和瘦绵蚜科 (Pemphigidae); 在更多人认可的蚜虫分类系统中 (Remaudière and Remaudière, 1997; Nieto Nafria *et al.*, 1998), 该 4 个类群相当于蚜亚科 (Aphidinae), 毛蚜亚科 (Chaitophorinae), 纡蚜亚科 (Mindarinae) 和瘦绵蚜亚科 (Eriosomatinae)] 的 11 个物种的 *Buchnera* 的 16S rRNA 基因的分析, 并与基于形态特征构建的蚜虫类高级阶元系统发育树 (Heie, 1987) 进行比较, Munson 等 (1991a) 发现两者系统发育树的拓扑结构完全对应, 并认为至少在 80 mya 这 4 个蚜虫类群的祖先通过一次侵染事件与 *Buchnera* 建立了内共生关系, 之后蚜虫和 *Buchnera* 发生了平行的支系分化。

Moran 等 (1993) 分析了与 Munson 等 (1991a) 相同的 11 个蚜虫物种及瘦绵蚜科另一个物种中 *Buchnera* 的 16S rRNA 基因, 获得了完全一致的 *Buchnera* 系统发育树。在认同平行演化假说的基础上, 他们基于蚜虫类化石和生物地理事件的时间, 以及 16S rRNA 基因的进化速率, 估计了 *Buchnera* 系统树主要节点的分歧时间, 并推测所有现生蚜虫类和 *Buchnera* 之间内共生关系至少起源于 160 ~ 280 mya (图 1)。基于相同的蚜虫和 *Buchnera* 取样, 以及基于 18S rRNA 基因及最大简约法所获得的蚜虫分子系统发育树, Baumann 等 (1997) 获得了与图 1 一致的对应关系。

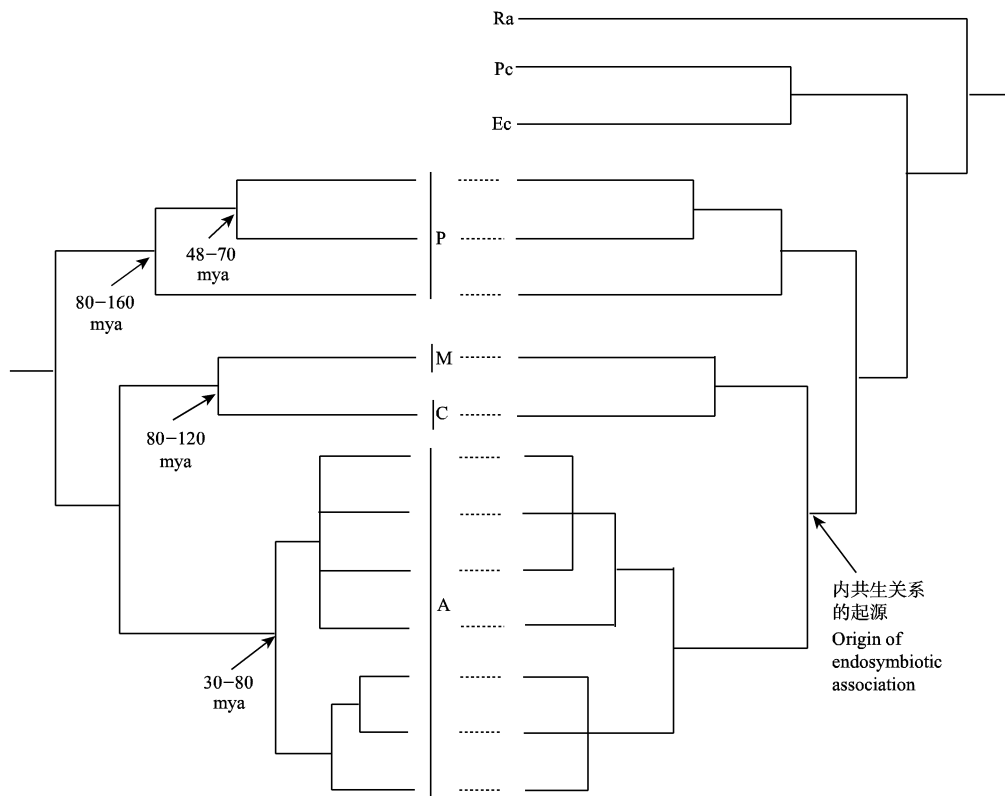


图1 蚜虫及其 *Buchnera* 的平行演化[引自 Moran 等(1993)并略作修改]

Fig. 1 Phylogeny of selected aphids and its *Buchnera* [cited from Moran *et al.* (1993) with some modification]

左侧是蚜虫形态系统树(Heie, 1987), P = 瘿绵蚜科 Pemphigidae, M = 纤蚜科 Mindaridae, C = 毛蚜科 Chaitophoridae (原文为斑蚜科 Drepanosiphidae), A = 蚜科 Aphididae; 右侧是 *Buchnera* 系统树, 基于 16S rDNA 基因的最大简约法分析, 构树时所用外群为 Ec = *Escherichia coli*, Pv = *Proteus vulgaris*, Ra = *Ruminobacter amylophilus*。蚜虫系统树上标注的分歧时间根据蚜虫类化石和生物地理事件估计; 基于 16S rDNA 进化速率计算的蚜虫-*Buchnera* 共生关系至少形成于 160 ~ 280 mya (*Buchnera* 系统树箭头标识)。The left is aphid phylogeny based on morphology (Heie, 1987), P = Pemphigidae, M = Mindaridae, C = Chaitophoridae (Drepanosiphidae in the original paper), A = Aphididae; the right is *Buchnera* phylogeny based on 16S rDNA sequences and maximum parsimony analysis, the outgroups for *Buchnera* tree are Ec = *Escherichia coli*, Pv = *Proteus vulgaris*, Ra = *Ruminobacter amylophilus*. Divergence times on aphid tree were estimated based on aphid fossils and biogeographical event; the origin of aphid-*Buchnera* association was estimated 160 - 280 mya at least by using the evolutionary rate of 16S rDNA sequences (the arrow on the *Buchnera* tree).

利用与前面几个研究基本一致的样品集(5 个主要蚜虫类群的 14 个物种), van Ham 等(1997)对 *Buchnera* 的 16S rDNA 基因进行了最大似然法构树, 所获得的系统树与图 1 中拓扑结构存在差异, 表现为蚜科物种的 *Buchnera* 与其他类群的 *Buchnera* 构成姐妹群(图 1 中则为瘿绵蚜科的 *Buchnera* 位于系统树基部)。由于所使用的构树方法不同(最大简约法与最大似然法)而导致 *Buchnera* 系统发育树拓扑结构不同, 对蚜虫-*Buchnera* 平行演化假说所基于的系统树的准确性提出了一定的疑问。通过扩大取样(5 个主要蚜虫类群的 21 个物种), Martinez-Torres 等(2001)比较研究了蚜虫及其 *Buchnera* 的分子系统发育关系, 并期望对两者平行演化假说进行检验。该研究一个显著的结果是, 最大简约法和最大似然法所构建的系

统树都显示瘿绵蚜科蚜虫不同分支的 *Buchnera* 并没有聚为一支, 即不具有单系性, 这对两者严格平行分化的假说进一步提出了疑问。然而, Martinez-Torres 等(2001)虽然指出了平行演化假说可能存在问题, 但更倾向于认为两者系统发育格局的不对应是因为蚜虫分子系统发育关系不稳定并需要修正(该文只用了一个线粒体基因来构建蚜虫分子系统发育关系)。

虽然蚜虫-*Buchnera* 平行演化假说一直被广泛引用(Baumann, 2005; Moran *et al.*, 2008), 但前人基于少数蚜虫类群及其 *Buchnera* 所提出的有关两者进化关系的结论, 仍需要审慎对待。早期研究选取了 4 或 5 个蚜虫主要类群及其 *Buchnera*, 如此取样量才仅是现生蚜虫主要类群数目的 1/3, 少数类群所得出的结论或许并不能代表蚜虫-*Buchnera* 进

化关系的总体情况。另外, 早期研究主要基于蚜虫形态系统发育树或少数类群的分子系统发育树, 也存在一定问题。由于蚜虫类本身形态特征的复杂性, 多年来蚜虫学家对蚜虫形态系统发育关系一直存在较大争论(任珊珊等, 2006), 即使同一个蚜虫学家不同时期所提出的形态系统发育关系也有较大出入(Heie, 1987; Heie and Wegierek, 2009)。

近 10 年来, 尚没有新的关于蚜虫-*Buchnera* 系统发育关系的研究发表。揭示蚜虫-*Buchnera* 的进化关系, 需要两者客观的系统发育框架, 考虑到 *Buchnera* 是细菌以及蚜虫形态特征的不确定性, 两者分子系统发育框架研究亟需加强。近年来蚜虫高级阶元分子系统发育研究取得一定进展, 各蚜虫主要支系的单系性基本得到验证, 并揭示了部分支系间的系统发育关系; 虽然一些类群间的系统发育关系并未获得稳定的支持(基部支持率不高), 但更多基因数据的加入倾向于支持较稳定的拓扑结构, 且与传统的形态系统树有所差别(von Dohlen and Moran, 2000; Ortiz-Rivas *et al.*, 2004; Ortiz-Rivas and Martinez-Torres, 2010; Huang *et al.*, unpublished data)。在最近一项研究中, 我们基于 11 个蚜虫主要类群 33 个物种 *Buchnera* 的 16S rRNA 基因, 以及 8 个蚜虫主要类群 19 个物种 *Buchnera* 的 *gnd* 基因(编码 6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶), 构建了 *Buchnera* 系统发育树; 并基于 3 个核基因及 3 个线粒体基因构建了蚜虫系统发育树。结果显示 *Buchnera* 系统树与 Munson 等(1991a) 和 Moran 等(1993) 存在差异, 并且目前已知的蚜虫与 *Buchnera* 系统树之间缺乏严格的对应关系, 暗示平行演化假说并不成立(Huang *et al.*, unpublished data)。通过对已有证据系统的梳理, 鉴于前期研究存在的缺陷, 我们可以得出一个结论, 即蚜虫-*Buchnera* 高级阶元水平上的平行分化现象可能只是前期研究取样量过小导致的假象。

2 低级阶元水平上两者的进化关系

为了检验近缘蚜虫物种及其 *Buchnera* 系统发育关系的一致性, Clark 等(2000) 基于 4 个线粒体基因和 1 个核基因构建了分布于北美和欧洲的指网管蚜属 *Uroleucon* 14 个蚜虫物种的分子系统发育树, 并基于内共生菌基因组的 *trpB* 基因(编码色氨酸合成酶的 β 链) 构建了相应的 *Buchnera* 系统发育树, 经过对两者拓扑结构的一致性检验, 发现指网

管蚜属物种与其 *Buchnera* 严格对应, 暗示两者具有平行分化关系。

从理论上讲, 内共生物的基因组为细胞质遗传而不会在宿主间发生横向转移, 因此具有内共生关系的双方应具有严格的系统发育一致性。为了检验种内水平上是否存在这种一致性, Funk 等(2000) 对指网管蚜属 *Uroleucon ambrosiae* 不同种群的线粒体、*Buchnera* 及其 2 种质粒基因组中的 4 个基因进行了分析, 发现来自 4 个基因组的数据支持了一致的系统发育拓扑结构, 暗示这些基因组在蚜虫寄主中母系垂直传播并平行演化, 即验证了蚜虫-*Buchnera* 种下水平上的平行演化关系(线粒体基因构建的系统树代表了蚜虫系统发育关系)。他们还发现, *Buchnera* 基因 *dnaN*(编码 DNA 聚合酶 III 的 β 亚基) 的进化速率大约是线粒体基因 COI/COII 的 2 倍, 因此建议 *Buchnera* 基因可以应用于蚜虫种群遗传学研究。Wernegreen 等(2001) 也发现指网管蚜属 *Buchnera* 基因组中与氨基酸合成相关的基因可能发生了加速进化, 且基于这些基因所构建的系统树具有拓扑结构一致性。

因为具有明显的寄主植物分化, 豌豆蚜多年来被当作很好的模型用于研究植食性昆虫早期物种分化问题(Via, 1999; Hawthorne and Via, 2001), 最近一项研究基于进化速率较快的微卫星标记和大量取样, 揭示了豌豆蚜在欧洲西部发生了近期辐射进化, 并可能至少包含 4 个隐存物种(Peccoud *et al.*, 2009a)。鉴于 *Buchnera* 的遗传特点及其基因的高突变速率, Peccoud 等(2009b) 进一步使用 *Buchnera* 基因组中进化速率快的假基因区段来估计豌豆蚜种团适应辐射发生的时间, 结果显示豌豆蚜种团的最近共同祖先可能存在于 8 000 ~ 16 000 年前, 并于 3 600 ~ 9 500 年间发生了基于寄主植物特化的快速辐射分化, 这可能与更新世后气候变暖及豌豆蚜微卫星标记所构建的系统树及其主要节点的分歧时间具有一致性, 也暗示蚜虫和 *Buchnera* 在种群水平上具有系统发育一致性。

虽然前人在低级阶元水平上的研究局限于少数的蚜虫属或种, 但已知证据都很好地支持了蚜虫-*Buchnera* 平行分化关系, 这种关系也体现了 *Buchnera* 的遗传特点。两者低级阶元水平上的系统发育一致性仍需要在更多蚜虫类群中进行检验, 基于 *Buchnera* 标记推测蚜虫寄主分化的普遍有效性也需要更多研究实例。

3 蚜虫-*Buchnera* 进化关系格局的演化

根据对蚜虫和 *Buchnera* 的了解, 一个没有争议的结论是, 蚜虫-*Buchnera* 内共生关系起源于现生蚜虫类祖先的一次偶然的侵染事件。对于两者进化关系格局的演化, 虽然需要进一步验证, 但越来越多的证据显示两者在高级阶元水平上可能没有平行演化关系, 即严格对应的分化关系; 然而在低

级阶元水平上, 两者基本具有平行分化关系, 体现了 *Buchnera* 细胞质遗传和母系垂直传递的特点。蚜虫-*Buchnera* 系统发育格局在高级阶元和低级阶元上的差异, 可能暗示了两方面的机制(图 2): 一是 *Buchnera* 基因组在不同蚜虫支系中的进化速率存在差别, 经过漫长时间的演化, 形成了两者高级阶元系统发育格局上的不对应关系; 二是在两者关系进化的早期, *Buchnera* 在刚演化出来的蚜虫类主要支系间发生过横向转移(horizontal transfer)。

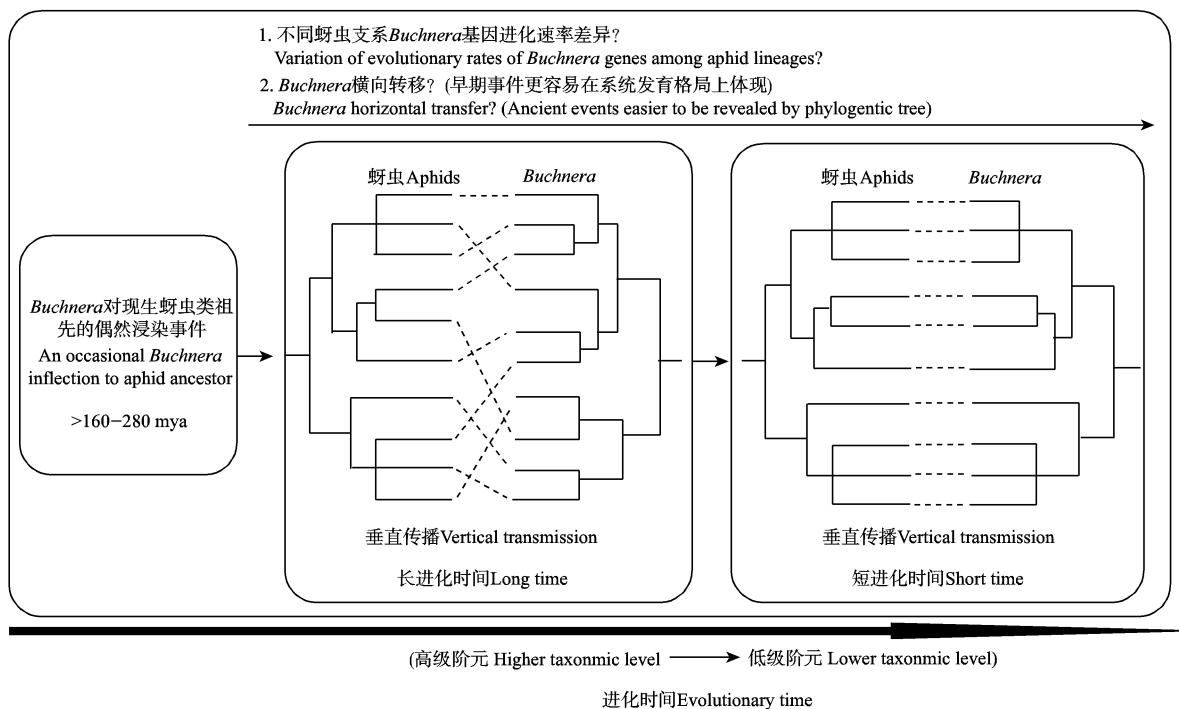


图 2 蚜虫-*Buchnera* 进化关系格局演化示意图

Fig. 2 Sketch indicating possible evolutionary mechanisms underlying aphid-*Buchnera* relationships

不同蚜虫支系 *Buchnera* 基因组进化速率差异以及 *Buchnera* 横向转移可能是造成蚜虫-*Buchnera* 系统发育格局在高级阶元和低级阶元上存在差异的机制; 速率差异和横向转移更容易在大进化时间尺度下体现。The variation of evolutionary rates of *Buchnera* genomes among different aphid lineages and *Buchnera* horizontal transfers are probably the evolutionary mechanisms underlying the difference between phylogenetic patterns at higher and lower taxonomic levels; the variation of evolutionary rates and *Buchnera* horizontal transfers are easier to be uncovered under larger evolutionary time scales.

Moran (1996) 对麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 和角倍蚜 *Schlechtendalia chinensis* 2 种蚜虫 *Buchnera* 的 16S rRNA 基因和 8 个编码基因的进化特征进行了分析, 并与近缘的非胞内共生细菌(如 *E. coli*) 的相应基因的进化特征进行了对比, 发现内共生的 *Buchnera* 的基因比自由生活细菌的基因进化速率明显快很多。虽然 *Buchnera* 基因在内共生环境下加速进化, 但要理解蚜虫-*Buchnera* 系统发育关系, 需要验证不同 *Buchnera* 基因间进化速率以及它们在不同蚜虫支系中进化速率是否一致或存在差异。理论上讲, 不同蚜虫支系间 *Buchnera* 基因进化速率

差异经过漫长的进化时间会表现为两者在高级阶元水平上的系统发育不一致性; 而在低级阶元水平上, 同一支系内的不同蚜虫物种或种群中 *Buchnera* 基因的进化速率可能一致, 并表现为两者系统发育的一致性 (Clark *et al.*, 2000; Peccoud *et al.*, 2009b)。

Buchnera 作为一种专性胞内共生菌, 在蚜虫亲代和子代之间通过孤雌胎生或卵细胞进行母系垂直传递, 因此被认为不可能在蚜虫支系间发生横向转移 (Baumann *et al.*, 1997; Baumann, 2005)。Clark 等(2000)和 Funk 等(2000)都认为蚜虫间不

可能发生 *Buchnera* 的横向转移。虽然目前并没有直接的证据显示 *Buchnera* 横向转移的发生, 但这也可能反映了以往研究的盲区, 即缺少对不同蚜虫支系间 *Buchnera* 的比较研究。Clark 等(2000)认为只有基于低级阶元水平上对亲缘关系较近的蚜虫物种及其 *Buchnera* 的研究才能揭示横向转移, 对此我们并不认同(理由见下文)。越来越多证据所支持的蚜虫-*Buchnera* 在高级阶元系统发育格局上的不对应关系, 暗示在两者关系进化的早期, 横向转移有可能发生过。蚜虫化石和分子数据暗示现生蚜虫类祖先在晚白垩纪-早第三纪发生了快速辐射分化, 在较短的进化时间内形成了现存的主要蚜虫支系(von Dohlen and Moran, 2000; Huang *et al.*, unpublished data)。理论上讲, 在辐射分化未完全完成的时候, 有共同祖先种群的蚜虫支系间仍存在交配的可能, 相应的 *Buchnera* 也可以随着卵细胞而发生横向转移。实际上, 在自然界或实验条件下, 亲缘关系较近的物种被证实可以发生交配并产生后代(Zhang and Zhong, 1990), 也暗示 *Buchnera* 随有性生殖发生横向转移的可能性。在自然界中, 横向转移发生的概率可能极其微小, 但即使是很小的概率, 经过几千万年的进化时间, 仍可能造成蚜虫-*Buchnera* 高级阶元水平上的不对应关系。然而, 母系垂直传递决定了蚜虫-*Buchnera* 在近缘类群间一般应具有系统发育一致性。在低级阶元水平上, 即使发生了偶然的横向转移, (因为进化时间较短)也不容易在系统发育格局上反映出来, 因此仍表现为两者的平行分化关系。

4 展望

虽然已有不少研究基于生理和基因组数据来理解蚜虫-*Buchnera* 营养代谢关系以及 *Buchnera* 基因组特征(Shigenobu *et al.*, 2000; Baumann, 2005; Nakabachi *et al.*, 2005; Moran *et al.*, 2008; Thomas *et al.*, 2009; Wilson *et al.*, 2010), 但要深刻理解蚜虫-*Buchnera* 各层次上的进化关系以及生物间共生关系演化的普遍性问题, 则需要更多的系统发育(进化历史)方面的证据。现有证据暗示两者在高级阶元水平和低级阶元水平上的系统发育格局存在差异, 并可能与 *Buchnera* 基因组的进化速率以及横向转移有关, 我们需要更深入的研究来检验这些假说。

基于更广泛取样(覆盖尽量多的蚜虫类群及其

Buchnera)和数据量的高级阶元系统发育研究, 以及 *Buchnera* 在不同蚜虫支系间的转移实验研究(经天敌或其他方式), 将有助于客观地揭示蚜虫-*Buchnera* 进化关系, 并更好地检验横向转移的可能性。另一个需要验证的重要问题是, 不同 *Buchnera* 基因之间以及它们在不同蚜虫支系中的进化速率是否一致或存在差异, 这将有助于从进化时间尺度上理解 *Buchnera* 基因组演化, 以及对蚜虫-*Buchnera* 系统发育关系格局的影响。第一个蚜虫全基因组序列的发布(The International Aphid Genomics Consortium, 2010)、*Buchnera* 基因组较小(416 ~ 641 kb)(Moran *et al.*, 2008)、以及测序和基因组学技术的快速发展(Schuster, 2008; Schatz *et al.*, 2010), 使得我们有可能基于大量基因组数据研究本文所提及的几方面问题, 此类研究也必将推进对于生物间共生关系和基因组进化的理解。

参考文献 (References)

- Baumann P, 2005. Biology of bacteriocyte-associated endosymbionts of plant sap-sucking insects. *Annu. Rev. Microbiol.*, 59: 155 - 189.
- Baumann P, Baumann L, Lai CY, Rouhbksh D, Moran NA, Clark MA, 1995. Genetics, physiology and evolutionary relationships of the genus *Buchnera*: intracellular symbionts of aphids. *Ann. Rev. Microbiol.*, 49: 55 - 94.
- Baumann P, Moran NA, Baumann L, 1997. The evolution and genetics of aphid endosymbionts. *BioScience*, 47: 12 - 20.
- Braendle C, Miura T, Bickel R, Shingleton AW, Kambhampati S, Stern DL, 2003. Developmental origin and evolution of bacteriocytes in the aphid-*Buchnera* symbiosis. *PLoS Biol.*, 1: 70 - 76.
- Buchner P, 1965. Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms. Interscience Publishers, Inc., New York. 297 - 332.
- Clark MA, Moran NA, Baumann P, Wernegreen JJ, 2000. Cospeciation between bacterial endosymbionts (*Buchnera*) and a recent radiation of aphids (*Uroleucon*) and pitfalls of testing for phylogenetic congruence. *Evolution*, 54(2): 517 - 525.
- Douglas AE, 1993. The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations. *Ecol. Entomol.*, 18: 31 - 38.
- Douglas AE, Prosser WA, 1992. Synthesis of the essential amino acid tryptophan in the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) symbiosis. *J. Insect Physiol.*, 38: 565 - 568.
- Funk DJ, Helbling L, Wernegreen JJ, Moran NA, 2000. Intraspecific phylogenetic congruence among multiple symbiont genomes. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267: 2517 - 2521.
- Hawthorne DJ, Via S, 2001. Genetic linkage of ecological specialization and reproductive isolation in pea aphids. *Nature*, 412: 904-907.
- Heie OE, 1987. Paleontology and phylogeny. In: Minks AK, Harrewijn P eds. Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control. Elsevier Press, Amsterdam. 367 - 391.
- Heie OE, Wegierek P, 2009. A classification of the Aphidomorpha

- (Hemiptera; Sternorrhyncha) under consideration of the fossil taxa. *Redia*, XCII, 69–77.
- Huang XL, Qiao GX, 2006. Research status and trends in Aphidology. *Acta Entomol. Sin.*, 49(6): 1017–1026. [黄晓磊, 乔格侠, 2006. 蚜虫学研究现状与学科发展趋势. 昆虫学报, 49(6): 1017–1026]
- Martinez-Torres D, Buades C, Latorre A, Moya A, 2001. Molecular systematics of aphids and their primary endosymbionts. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 20: 437–449.
- Moran NA, 1996. Accelerated evolution and Muller's ratchet in endosymbiotic bacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93: 2873–2878.
- Moran NA, McCutcheon JP, Nakabachi A, 2008. Genomics and evolution of heritable bacterial symbionts. *Annu. Rev. Genet.*, 42: 165–190.
- Moran NA, Munson MA, Baumann P, Ishikawa H, 1993. A molecular clock in endosymbiotic bacteria is calibrated using the insect hosts. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 253: 167–171.
- Munson MA, Baumann P, Clark MA, Baumann L, Moran NA, Voegtlin DJ, Campbell BC, 1991a. Evidence for the establishment of aphid-eubacterium endosymbiosis in an ancestor of four aphid families. *J. Bacteriol.*, 173: 6321–6324.
- Munson MA, Baumann P, Kinsey MG, 1991b. *Buchnera* gen. nov. and *Buchnera aphidicola* sp. nov., a taxon consisting of the mycetocyte-associated, primary endosymbionts of aphids. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 41: 566–568.
- Nakabachi A, Ishikawa H, 1997. Differential display of mRNAs related to amino acid metabolism in the endosymbiotic system of aphids. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 27: 1057–1062.
- Nakabachi A, Shigenobu S, Sakazume N, Shiraki T, Hayashizaki Y, Carninci P, Ishikawa H, Kudo T, Fukatsu T, 2005. Transcriptome analysis of the aphid bacteriocyte, the symbiotic host cell that harbors an endocellular mutualistic bacterium, *Buchnera*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102: 5477–5482.
- Nieto Nafra JM, Mier Durante MP, Remaudière G, 1998. Les noms des taxa du groupe-famille chez les Aphididae. *Revue Française d'Entomologie (Nouvelle Série)*, 19: 77–92.
- Nikoh N, McCutcheon JP, Kudo T, Miyagishima S, Moran NA, Nakabachi A, 2010. Bacterial genes in the aphid genome: absence of functional gene transfer from *Buchnera* to its host. *PLoS Genet.*, 6: e1000827.
- Ortiz-Rivas B, Martínez-Torres D, 2010. Combination of molecular data support the existence of three main lineages in the phylogeny of aphids (Hemiptera: Aphididae) and the basal position of the subfamily Lachninae. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 55: 305–317.
- Ortiz-Rivas B, Moya A, Martínez-Torres D, 2004. Molecular systematics of aphids (Homoptera: Aphididae): new insights from the long wavelength opsin gene. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 30: 24–37.
- Peccoud J, Ollivier A, Plantegenest M, Simon JC, 2009a. A continuum of genetic divergence from sympatric host races to species in the pea aphid complex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106: 7495–7500.
- Peccoud J, Simon JC, McLaughlin HJ, Moran NA, 2009b. Post-Pleistocene radiation of the pea aphid complex revealed by rapidly evolving endosymbionts. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106: 16315–16320.
- Remaudière G, Remaudière M, 1997. Catalogue des Aphididae du Monde. INRA Editions, Versailles. 473 pp.
- Ren SS, Jiang LY, Qiao GX, 2006. Survey of aphids phylogeny. *Acta Zootax. Sin.*, 31(2): 304–310. [任珊珊, 姜立云, 乔格侠, 2006. 蚜虫系统发育研究进展. 动物分类学报, 31(2): 304–310]
- Schatz MC, Delcher AL, Salzberg SL, 2010. Assembly of large genomes using second-generation sequencing. *Genome Research*, 20: 1165–1173.
- Schuster SC, 2008. Next-generation sequencing transforms today's biology. *Nature Methods*, 5: 16–18.
- Shigenobu S, Watanabe H, Hattori M, Sakaki Y, Ishikawa H, 2000. Genome sequence of the endocellular bacterial symbiont of aphids *Buchnera* sp. APS. *Nature*, 407: 81–86.
- The International Aphid Genomics Consortium, 2010. Genome sequence of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *PLoS Biol.*, 8: e1000313.
- Thomas GH, Zucker J, Macdonald SJ, Sorokin A, Goryanin I, Douglas AE, 2009. A fragile metabolic network adapted for cooperation in the symbiotic bacterium *Buchnera aphidicola*. *BMC Syst. Biol.*, 3: 24.
- Unterman BM, Baumann P, Mclean DL, 1989. Pea aphid symbiont relationships established by analysis of 16S rRNAs. *J. Bacteriol.*, 171(6): 2970–2974.
- van Ham RCHJ, Moya A, Latorre A, 1997. Putative evolutionary origin of plasmids carrying the genes involved in leucine biosynthesis in *Buchnera aphidicola* (endosymbiont of aphids). *J. Bacteriol.*, 179: 4768–4777.
- Via S, 1999. Reproductive isolation between sympatric races of pea aphids. I. Gene flow restriction and habitat choice. *Evolution*, 53: 1446–1457.
- von Dohlen CD, Moran NA, 2000. Molecular data support a rapid radiation of aphids in the Cretaceous and multiple origins of host alternation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 71: 689–717.
- Wernegreen JJ, Richardson AO, Moran NA, 2001. Parallel acceleration of evolutionary rates in symbiont genes underlying host nutrition. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 19: 479–485.
- Wilson ACC, Ashton PD, Calevro F, Charles H, Colella S, Febvay G, Jander G, Kushlan PF, Macdonald SJ, Schwartz JF, Thomas GH, Douglas AE, 2010. Genomic insight into the amino acid relations of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, with its symbiotic bacterium *Buchnera aphidicola*. *Insect Mol. Biol.*, 19(Suppl. 2): 249–258.
- Zhang GX, Zhong TS, 1990. Experimental studies on some aphid life-cycle patterns and the hybridization of two sibling species. In: Campbell RK, Eikenbary RD eds. *Aphid-Plant Genotype Interactions*. Elsevier Press, Amsterdam. 37–50.

(责任编辑: 袁德成)