

蚜虫的表型可塑性及其遗传基础

陈倩, 沈佐锐*, 王永模

(中国农业大学农学与生物技术学院 IPMist 实验室, 北京 100094)

摘要: 表型可塑性 (phenotypic plasticity) 是有机体在适应生物或非生物环境时呈现不同表型的能力, 并且有遗传基础。蚜虫是农林业的重要经济害虫, 易受外部环境因素和自身遗传因素的影响而表现出表型的可塑性。本文综述了外部环境因素 (如寄主植物、温度、光照、天敌等) 的变异对蚜虫表型的影响。总体来说, 蚜虫表型会因寄主植物的种类、品系以及发育阶段和营养状况的不同而有所差异; 温度变化对不同蚜虫种类的生殖力、生存力以及有翅蚜产生与否则有极大影响。研究人员利用 RAPD-PCR、微卫星等分子遗传标记确认寄主植物和温度是造成蚜虫种群遗传分化的重要因素。就内部因素而言, 不同的蚜虫种类以及同一种蚜虫的不同克隆系在表型和遗传进化上也有不同程度的差异, 在蚜虫受外界条件影响的不同虫态以及不同体色克隆系、不同生活周期的类群之间, 其生物学、生态学和遗传学都有所差异。分析上述各个因素对蚜虫表型可塑性的影响, 对于蚜虫的生态进化研究和有效治理蚜害均有重要意义。本文在最后讨论了还有必要深入研究的诸多问题, 如表观遗传调控, 包括 DNA 甲基化、基因所在的核小体上的组蛋白的共价修饰和染色质重塑、siRNA 介导的基因沉默以及微 RNA (microRNA 或 miRNA) 调控的基因表达变化等, 又如有翅蚜的表型和遗传学研究, 以及全球气候变化对蚜虫的生态进化的影响等问题。

关键词: 蚜虫; 环境因素; 遗传因素; 表型可塑性; 表型; 遗传进化

中图分类号: Q968 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2006)05-0859-08

Phenotypic plasticity of aphids and its genetic basis

CHEN Qian, SHEN Zuo-Rui*, Wang Yong-Mo (Laboratory of IPMist, College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract: Phenotypic plasticity is the ability of an organism to express different phenotypes based on genetic basis under different biotic or abiotic environment. Aphids are small herbivorous insects, renowned as pests of economic significance in agriculture, horticulture and forestry. Aphids often exhibit diverse phenotypes, corresponding to the change of environmental factors, such as host plants, temperature, light and natural enemies. For example, phenotypic plasticity of aphids can be influenced by such factors of host plants as species and varieties, growth stages, and even amino acids composting of the host plants. High or low temperature can influence survival, fecundity and longevity, and determine the form of winged or wingless morphs of aphids. It had been proved by RAPD-PCR, SSR or other molecular markers that those phenomena were the integrated results of the host plants, temperature, species and clones of aphids. There were biological, ecological and genetic differences among the clones of different colours and among seasonal populations of aphids. It is helpful to analyze impacts of the above-mentioned factors either in research on the evolution or the control of aphids. In addition, issues that may be needed to study in the future are discussed at the last paragraph, including epigenetic regulation (DNA methylation, histone code, X-inactivation, genomic imprinting), the importance to study the winged aphids, and effects of global climate change on the evolution of aphids.

Key words: Aphids; environmental factors; genetic factors; phenotypic plasticity; phenotype; inheritance and evolution

基金项目: 国家“973”项目 (G20000016210)

作者简介: 陈倩, 1978 年生, 女, 山东临沂人, 博士, 主要从事昆虫分子生态研究, E-mail: whitefly@sohu.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: ipmist@cau.edu.cn

收稿日期 Received: 2005-10-14; 接受日期 Accepted: 2006-08-24

表型可塑性 (phenotypic plasticity) 是有机体在生物或非生物环境下的不同表型的表达能力。昆虫表型 (phenotype) 是对环境异质性 (environmental heterogeneity) 适应的一种反应机制。单一基因型能改变有机体的化学、生理学和形态学, 及其行为和对环境的反应等等。20 世纪环境对表型的影响由于缺乏遗传方面的表现而一直没有被重视。最新的观点则认为表型可塑性是以遗传为基础的, 并认为表型可塑性的进化是对环境变化的最大适合度的表现。表型可塑性将是今后研究物种生态和进化相互关系的一个重要研究方向 (Agrawal, 2001)。对昆虫表型的研究, 有助于更全面了解昆虫生活史的进化方式, 并可为昆虫种群的有效管理提供理论基础 (Hardie and Lees, 1985)。环境因素对昆虫的表型的影响及相关基因差异的研究将是该课题的重点 (Stamps, 1991)。

蚜虫是一类世界性害虫, 由于适应分布区域生态条件的差异, 其适应性有很大的分化, 形成了不同的生活史类型。常见的生活史类型有完全周期生活史、不完全周期生活史和兼性周期生活史。一般全周期蚜虫生活史有 5 或 6 个生物型: 干母、干雌、孤雌蚜 (有翅孤雌蚜和无翅孤雌蚜)、性母、性蚜 (雌蚜和雄蚜) 及卵。蚜虫的不同生物型在形态上有显著差异。孤雌胎生雌蚜和有性雌蚜后代在发育上有不同的生理和遗传机制。且蚜虫种群扩增能力很强, 在夏季 3 天就可增殖一倍。比如, 单头蚜虫的体重是 1 mg, 经 6 个月的繁殖, 总的重量应是全球人口体重的 100 倍之多 (按全球 6 亿人口, 平均体重为 50 kg 计算) (Karley *et al.*, 2004)。蚜虫由于个体小、繁殖速度快等特点, 特别容易受外界环境的影响。寄主植物、温度、光照、天敌以及植物病毒等对它的生长发育和遗传均有不同程度的影响。因此有人提出蚜虫进化的研究应包括不同克隆系生物学特性的变化、生活史的进化、寄主植物的进化、蚜虫对寄主植物和气候的适应性调节、与植物病毒间的相互作用等。

现根据已报道的国内外资料, 将影响蚜虫表型和遗传进化的内外部因素综述如下, 以期为更好的研究蚜虫的生态进化提供帮助。

1 外部环境对蚜虫表型可塑性的影响

1.1 寄主植物对蚜虫表型可塑性的影响

蚜虫的行为和繁殖特征与不同寄主植物、同一

寄主植物的不同发育时期以及植物生长条件密切相关, 包括植物营养、水分等 (Karley *et al.*, 2004)。

在同一温区由于寄主植物的差异, 同一种蚜虫可在食性上有所分化 (Moran, 1992)。侯有明等 (1999) 通过室内接虫试验表明, 来自油菜、烟草、白菜上的无翅胎生桃蚜 *Myzus persicae* 均难以在桃树上成活和繁殖。10% 的蚜虫种类有随季节变化发生寄主转移的特性, 桃蚜有明显的季节性迁移危害的情况, 且与寄主是相互制约的。桃蚜对不同寄主的选择存在差异, 而且取食不同寄主后, 其生长发育及数量变动也有很大差别。比如, 桃蚜在百合和小白菜上的繁殖量高于菊花和菜豆, 且发育历期短 (曹毅等, 2004)。寄主的变迁对桃蚜致死温度、生存曲线参数、平均发育历期、种群结构等存在显著影响, 表明长期生活在一种寄主植物上的蚜虫已经适应了该寄主, 一旦将其转移到其他寄主上就表现出种种不适应 (赵惠燕等, 1995)。许多学者的研究结果表明, 烟蚜 *Myzus persicae* 在不同寄主植物上存在着种群分化。Takada (1988) 根据日本 26 个地点 12 科 23 种植物上采集的烟蚜的“体色-酯酶型 (color-esterase forms)”将烟蚜分为烟草型 (tobacco form) 和非烟草型 (non-tobacco form); Takada 同时还发现, 烟草型在马铃薯和烟草上都能正常发育, 而非烟草型在马铃薯上发育正常, 在烟草上发育迟缓, 存活率低。谢贤元 (1992) 认为, 陕西十字花科植物上烟蚜存在两个差异很大的生物型, 即“甘蓝型”和“烟草型”, 并认为这两个生物型可能是由于较长时期的遗传进化而分化形成的, 并非随环境条件改变而可以相互交换。经观察, 甘蓝型寄主范围主要限于十字花科植物, 特别是甘蓝属, 不发生有性世代; 烟草型寄主范围广泛, 但最喜食烟草 (杨效文等, 1999)。

同一寄主植物的不同品系对蚜虫表型也有影响。20℃, L:D = 16:8 条件下, Goundoudaki 等 (2003) 测试了红、绿两色桃蚜在 11 种东方烟草和 5 种维吉尼亚烟草上的生物学参数。两种无性克隆系桃蚜在东方烟草上的各参数值要高于维吉尼亚烟草。在维吉尼亚烟草上发育历期长、内禀增长率低且若虫饲养率高。叶片微毛多以及含糖量低的烟草种类不利于蚜虫生长。

寄主植物的生长发育期对蚜虫生物学和生态学特性也有较大影响。Guildemond 等 (1998) 在菊花的营养生长、花蕾和开花期三个不同的生长阶段测试了棉蚜 *Aphis gossypii* 和桃蚜的发育历期以及生殖率, 并评价了两种蚜虫的内禀增长率 (r_m) 以及实际

增长率(MRGR)。试验发现花蕾期和开花期最有利于蚜虫的生长发育。

寄主植物缺乏时,后代产生有翅蚜的比例大大增加,这一诱导因素比学术界认同的蚜虫种群拥挤度增加促使产生有翅蚜更为明显。人工饲料饲养的桃蚜,有翅蚜发生率为 92.9%,而在寄主植物上饲养的发生率仅为 45.5% (Muller *et al.*, 2001)。

寄主植物质量,尤其是韧皮部化学物质组成的下降,蚜虫生理性能和种群数量均下降。通过改变马铃薯中氨基酸成分,即把谷氨酸盐转成谷氨酸酯,经数周的时间就会发生蚜虫种群崩溃 (population crash) 现象。Karley 等 (2004) 用分别含谷氨酸盐和谷氨酸酯的韧皮部侧剖面为基础的人工饲料饲养桃蚜和大戟长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae*, 结果发现两种蚜虫均喜食谷氨酸盐为主的饲料。用含高浓度甾族 GAs α -茄碱和 α -卡茄碱的人工饲料喂饲桃蚜,能降低桃蚜的生殖力、增加取食量和死亡率,若虫发育历期延长,内禀增长率降低,但低浓度时能促进桃蚜增殖 (Fragoyiannis *et al.*, 1998)。通过对 8 种甜菜蚜 *Aphis fabae* 的饲料分析发现,在食料中缺乏组氨酸、蛋氨酸、苏氨酸、缬氨酸的条件下,若蚜的存活、发育速率以及种群内禀增长率有着显著的差异。但是通过分析甜菜蚜的寄主和非寄主植物中的各必须氨基酸浓度,发现植物韧皮部氨基酸比例差异不大,所以说氨基酸组成不是决定蚜虫寄主范围的重要因素 (Wilkinson and Douglas, 2003)。对于氨基酸组成对蚜虫的影响还有待进一步研究验证。

1.2 温度、光照对蚜虫表型可塑性的影响

Blackman 研究了世界不同区域的烟蚜生活周期变异,体色变异与基因型、环境的关系,指出温度和光周期是影响烟蚜体色分化的主要因素 (Zhang and Zhong, 1990)。Matsumoto 等发现,烟蚜的体色与季节温度相关,短时冷冻刺激 (5℃, 4–8 天) 可使烟蚜由绿色转变为红色 (Zhang and Zhong, 1990)。在地球上的不同温区,同一种蚜虫存在不同生活史类型 (Hales *et al.*, 1997)。

高温会降低蚜虫繁殖能力,而且高温发生期和大戟长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae*、麦双尾蚜 *Diuraphis noxia* 发生种群崩溃的时间一致 (Karley *et al.*, 2004)。高温增加了蚜虫个体的活性,相对增加其种群拥挤度,从而能促使有翅蚜形成 (Muller *et al.*, 2001)。但也有报道称,低温能促进桃蚜、萝卜蚜 *Lipaphis erysimi*、甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae*、豆蚜、菊小长管蚜 *Macrosiphoniella sanborni* 翅的形成,而高

温则抑制翅的形成。成蚜繁殖期和若蚜 1–2 龄期对温度敏感,低温时间越长越有助于翅的形成 (刘树生和吴晓晶, 1994)。这一矛盾是与不同的蚜虫种类有关,还是高低温均能诱导有翅蚜的产生? 还需在同一时间对同一种类蚜虫进行高低温诱导验证。而且还有 81.3% 的研究认为拥挤度增加能诱导有翅蚜产生,只有 18.7% 认为有翅蚜的产生与否与拥挤度无关 (龚鹏等, 2001)。

温度不同,蚜虫的生物学和生态学特性差异显著。8℃ 下桃蚜完成一个世代需要 30.15 天,而 28℃ 下仅需 6.51 天; 16℃ 时若蚜的成活率最高,高于和低于这个温度若蚜死亡率增大; 19℃ 时成蚜生殖力和世代净增殖率最大,高温和低温对其均有一定的抑制作用 (陈文胜等, 2002)。桃蚜随温度升高,种群加倍时间呈负指数曲线下降 (赵惠燕等, 1995)。麦无网蚜 *Metopolophium dirhodum* 是德国和中欧地区三大小麦蚜虫之一。高温对蚜虫的增殖和存活有很大影响。把 2、3、4 龄若蚜和成蚜分别在 27、29、31、33℃ 温度下分别放置 1、2、4、6 天,每天放置 8 h,发现温度超过 29℃ 后,蚜虫的生殖和寿命均明显下降,且成虫比若虫对高温更为敏感 (Ma *et al.*, 2004)。

刘健等 (2003) 试验发现,采自越南和我国海南的棉蚜种群在 18℃、光周期 L:D = 8:16 和 L:D = 10:14 的条件下,均无性蚜分化现象,而北京和新疆种群则产生大量性蚜并产下受精卵,北京种群随光照时间的增加产生有翅蚜的比例也大大增加。

1.3 其他生物对蚜虫表型可塑性的影响

当两个不同的生物物种 (二者是敌对或共生关系) 的个体相互作用时,会为了适应对方而调整各自表型。相互作用物种间的个体表型变化能反应出物种间空间和时间上的动态进化和食物链结构中的生态关系。表型可塑性的进化会促使一系列的有机体形成新的生活习性、基因多态性和新的物种。总而言之,物种的表型变化会导致生态时间、种群模型的改变,并增加物种的进化潜能。

蚜虫能被许多专一性和广谱性的天敌所捕食、寄生和病原菌侵染,天敌对蚜虫数量有显著影响。天敌的种类和丰富度因作物种类、管理措施和季节的不同而不同,但一般均在蚜虫发生高峰期后的几天内达到种群最大值 (Karley *et al.*, 2004)。蚜虫的无性克隆系 (单克隆) 在遭遇真菌和病毒的侵染时,会促使有翅蚜发生,从而躲避这一侵害 (Muller *et al.*, 2001)。

2 蚜虫表型可塑性的遗传基础

2.1 蚜虫的不同种和生物型的表型差异

种(species)是由种群所组成的生殖单元,在自然界占有一定的生境,在系谱上代表一定的分支。现代遗传学则把种定义为是一个具有共同基因库、与其他类群有生殖隔离的群体。生物型(biotype)是指遗传上一致的个体所组成的群体。同一物种可以包括不同的生物型。

环境异质的作用时期和蚜虫种的不同对其表型可塑性有很大影响。蚜虫胚胎期和低龄若虫期对外界刺激最为敏感。调查发现假如在成蚜繁殖期增加种群拥挤度,10种非寄主转换的蚜虫中有8种后代会产生有翅蚜;低龄若虫期有6种会产生有翅蚜。不同蚜虫种类有翅蚜的产生与否则有很大差异,与其他种类的蚜虫相比较,桃蚜尤为明显(Muller *et al.*, 2001)。

棉蚜不同体色的母代所产后的体色有所差异,黄色干母所产后代始终为黄色,而绿色干母可产生绿色和黄色两种混合型种群(龚鹏等, 2001)。同一体色生物型桃蚜在不同寄主上的种群动态变化不同,而同一寄主上的不同体色生物型烟蚜种群动态也有所差异(侯有明等, 2000)。

蚜虫有4种生活史变化:(1)周期性孤雌生殖(cyclical parthenogenesis):秋天发生一次有性生殖,其它时间营孤雌生殖;(2)专性孤雌生殖(obligate parthenogenesis):遗传上决定其不能产生任何形式的有性世代,终年营孤雌生殖;(3)中间类型(intermediate strategy):全年营孤雌生殖,但秋季后代有部分雌性蚜和雄性蚜,性蚜间可以交配产卵;(4)产生雄蚜的专性孤雌生殖(obligate parthenogenesis with male production):全年营孤雌生殖,但秋季后代有部分雄性蚜(雄性蚜可与类型1和类型3中雌性蚜交配)(Blackman, 1972; Simon *et al.*, 1991)。

同种蚜虫最多可能存在以上4种生活史。专性孤雌生殖类型不产生滞育卵,理论上比周期性孤雌生殖类型有更高的生殖率,但在严寒地区滞育卵是仅能生存的龄期,这样会逐步削弱了专性孤雌生殖类型优势。Vorburger (2004)在两个不同寒冷程度的地区分别采集4种非周期型和4种全周期型桃蚜,在-9℃低温下保存14 h,不同种群的蚜虫依然能够存活,并比较了不同种群在10℃和20℃条件下的生殖特性。试验发现,不同种群的桃蚜低温后的存活

表现以及不同温度下的生殖活性差异显著,这种差异与生殖习性以及采集地区无关。

Vargas 等(2005)用风洞、嗅觉测量和VD记录的方法发现寄主专化型桃蚜 *M. persicae nicotianae* 和非寄主专化型桃蚜 *M. persicae s. s.* 对寄主和非寄主植物的搜寻活性差异显著,对寄主选择和定居的习性不同。*M. persicae nicotianae* 种群比 *M. persicae s. s.* 的寄主搜寻率高,且 *M. persicae s. s.* 不应用嗅觉搜寻寄主。

核型(karyotype)是指一个体细胞中的全套染色体。对采自桃树、油菜和烟草上的烟蚜的核型研究表明,在红、黄绿两种体色的烟蚜中发现5种核型。烟蚜在我国的生活史较为复杂,北方多为周期性孤雌生殖型,南方为专性孤雌生殖型,而在中部地区两种生活史并存,自然条件下,烟蚜的生活史类型与核型之间的关系以及易位体在有性生殖过程中的行为尚不清楚(杨效文等, 2000)。杨效文等(1999)用RAPD-PCR技术研究了桃树、油菜、烟草上烟蚜的DNA多态性,结果发现,油菜和烟草上的烟蚜在DNA水平上更为接近;在烟蚜的体色方面,红色和褐色较黄绿色更为接近。

2.2 同种蚜虫不同克隆系的表型差异

孤雌生殖的物种通常存在基因型多样性的现象,这种多样性由基因突变产生,并在不同生态环境固定下来。Vorburger(2006)在历时一年的研究中利用微卫星方法分析了澳大利亚田园桃蚜种群基因型的动态变化。发现桃蚜基因型分布频率极其不均匀,存在很多罕见的克隆系。作者认为这种遗传上的差异可能是由不同寄主造成的,有性繁殖可能是造成基因多样性的又一重要原因。在德国,Weber (1985)发现不同寄主植物上的桃蚜繁殖能力间存在很大差异,桃蚜的专性孤雌生殖类型在最初寄主植物上的适应性要比周期性孤雌生殖类型强,认为这种适应性是一种寄主专化性,是以遗传为基础的。

许多作者用不同方法验证了不同寄主植物上的若干蚜虫种类遗传上的差异(Black, 1993; De Barro *et al.*, 1995a, 1995b; Sunnucks *et al.*, 1997a, 1997b)。Vanlerberghe 和 Chavigny(1998)对分别采自法国、葡萄牙、老挝的18个无性生殖棉蚜种群进行RAPD分析,发现采自葫芦科和非葫芦科的棉蚜分成两大类群,提出寄主植物在棉蚜的进化史上施加了强烈的选择压力,导致棉蚜的分化。对取自小麦和附近茅属 *Dactylis* 杂草的麦长管蚜 *Sitobion avenae* 进行微卫星及线粒体DNA分析,其中有一等位基因

只出现在取食小麦的麦长管蚜中,而另一种等位基因出现在取食茅属杂草的所有麦长管蚜中。从分子水平反映了取食不同种植物的麦长管蚜与不同种植物的专性关系(Sunnucks *et al.*, 1997a)。龚鹏等(2001)对棉蚜不同寄主植物和季节的分析发现棉蚜在冬寄主(木槿、石榴、花椒)上的种群分化较小,但冬寄主和夏寄主之间的种群分化较大。

Puterka 等(1993)应用等位基因酶和 RAPD-PCR 技术详细分析了美国、加拿大、法国、约旦、墨西哥、南非等多个国家小麦、大麦、杂草上的 36 个麦双尾蚜种群,以及不同小麦品种上的 7 个无性繁殖系。同一蚜虫无性系内,等位酶或 RAPD-PCR 标记的分析结果一致,这表明正如所料,麦双尾蚜产雌孤雌生殖后代遗传上与其母代无差异。

3 蚜虫表型可塑性的进化

由于寄主植物、天气、微生物、天敌等对蚜虫的影响,促使蚜虫对自身形态和生理等表型特征进行相应调整,适应新环境变化。适应后的蚜虫会增加自身种群繁殖能力,种群内个体的不断增加,势必造成食物短缺,种间以及种内个体形成竞争。种群密度增加,会形成更多有翅蚜,有翅蚜的转移危害不但增加了基因交流,形成新的生物型,并危害新的寄主植物,加大危害范围。许多研究表明,寄主植物种类和温度是蚜虫进化的主要选择因素(Buitenhuis *et al.*, 2004)。

在植物与昆虫的关系中,植物依靠次生生物物质抵御昆虫的侵害,进而影响昆虫的取食和生长发育。另一方面,昆虫又能不断地适应植物体中的有毒物质,并发展避毒、解毒等机制。植物次生物质对昆虫的解毒机制有诱导作用,这种诱导作用使得昆虫减轻或免受食料中次生物质的影响,同时增强其对其其他外来化合物的解毒作用。在试验的甘蓝、茄子和桃树 3 种寄主植物中,取食甘蓝的桃蚜种群羧酸酯酶(CarE)和乙酰胆碱酯酶(AChE)活性最高,取食茄子和桃树的桃蚜种群 CarE 活性没有明显不同,而 AChE 活性取食茄子的桃蚜种群明显高于取食桃树的种群。CarE 与底物的亲和力是桃树 > 茄子 > 甘蓝,而 AChE 与底物的亲和力则是甘蓝 > 茄子 > 桃树。AChE 与毒扁豆碱的双分子速率常数(K_i)值大小顺序为甘蓝 > 桃树 > 茄子(李腾武等, 1997)。北京地区不同越冬寄主植物花椒、石榴和木槿棉蚜种群中 α 2NA 酯酶和 β 2NA 酯酶频率分布也存在差异

(冯国蕾等, 2001)。

对于蚜虫来说,新的表型的产生有时还与农药的施用有关。Ffrench-Constant 等(1988)等试验发现,羧酸酯酶含量高的抗药性蚜虫中,羧酸酯酶有略有差异的两种形式,即 E4 和 FE4。FE4 形式主要出现在正常核型的烟蚜中,而 E4 形式主要出现在 A1 和 A3 染色体易位的烟蚜虫中。我国 3 种寄主植物上烟蚜核型分析表明,在 $2n = 12$ 中,红色型中未发现正常核型,全为 A1 与 A3 的易位型,而黄绿色型中,既有正常核型,也有 A1 与 A3 的易位型(杨效文等, 2000)。农药的压力和寄主的分化促使它们产生了不同的表现型。

但是也有试验人员认为寄主或是季节的变异对蚜虫种群遗传分化没有影响。Fenton 等(1998)分析了在夏天取自马铃薯及甜菜的桃蚜的 rDNA,并未发现不同寄主上的遗传分化。这可能与苏格兰地区夏季桃蚜种群主要来自芸苔和杂草上越冬的无性繁殖系有关,没有明显的寄主专化性现象。

性蚜迁飞有助于蚜虫不同种群间基因交流,改变遗传多样性。Zitoudi 等(2001)用 RAPD 的方法分析了希腊不同寄主植物和地区上的 7 个桃蚜种群的 96 个个体,发现桃树和胡椒(采自离烟草种植区较远的地区)上的桃蚜同烟草上桃蚜有很大差异。且烟草上的周期性孤雌生殖型和专性孤雌生殖型的桃蚜种群间也存在明显差异。麦长管蚜的性蚜很少在英格兰发现,但 Sunnucks 等(1997a)却用微卫星方法证明了麦长管蚜在英格兰不同地区基因型多样性,分析认为不同的地方种群间有性蚜存在,或者发生性蚜迁飞的情况。Llewellyn 等(2003)从英国南北纵向的 4 个 12.2 米高的吸虫器收集麦长管蚜的有翅蚜,这样有助于避免作物和杂草等寄主植物的不同而造成的种群差异,作者采用微卫星的方法对麦长管蚜的多个多态性位点进行了分析,发现不同地区麦长管蚜的等位基因频率是相同的,尽管遗传多样性在不同采集点和年份间有很大差异。第一年由于冬季特别寒冷,基因型多样性随纬度的增加而增加,第二年冬季气候温和,遗传多样在 4 个地区无明显差异;经 F_{ST} 分析表明,麦长管蚜在空间上遗传结构差异不大,说明麦长管蚜有很强的迁飞能力。

种群的遗传结构反应了基因漂流、突变、种群迁飞和自然选择间的关系以及种群生活史对其的影响,种群间和种群内个体的相互作用。对于种群遗传的分析手段,很多学者认为 RAPD 方法不如共显性标记(AFLPs 和微卫星等)准确,如,在研究蚜虫生

态学、种群结构、种群动态的遗传进化等方面用 mtDNA 和微卫星等方法进行分析更为适合 (Zitoudi *et al.*, 2001)。

总体来说,环境的变化(温度、湿度、光照、寄主植物、其他生物以及农药等)和蚜虫种群内部的基因交流,促使蚜虫表现出不同的表型,岁月的累积,致使蚜虫在遗传结构上不断变异,但是每一种表型的变化与与其对应的遗传机制研究比较薄弱,众多机理还不是很清楚,还需进一步的研究证明。

4 进一步的讨论

环境因素短时间内对昆虫的表型有很大影响,但对遗传进化没有显著影响,这主要是由表观遗传调控(epigenetic regulation)引起的。表观遗传调控是进化上保守的调控机制,不符合孟德尔遗传规律的核内遗传,它不通过 DNA 序列的变化就能导致基因功能的改变,基因本身的 DNA 甲基化、基因所在的核小体上的组蛋白的共价修饰和染色质重塑、siRNA 介导的基因沉默以及微 RNA (microRNA 或 miRNA) 调控的基因表达变化,构成了表观调控的主要内容。表观遗传调控的本质是体内外的各种环境因素通过选择性地表达基因从而达到了控制基因“开关”的作用,即表型 = 基因型 + 环境因素(董玉玮等, 2005)。DNA 甲基化在桃蚜中就有发现 (Field *et al.*, 2004)。因此,在研究表型可塑性昆虫种群的进化方面还应加强表观遗传调控的研究。

无翅蚜被认为是昆虫进化的高级虫态 (Heie, 1987),现在对蚜虫的研究主要针对于无翅蚜。但是有翅蚜能对环境条件的改变作出更快的调整反应,对进化影响极大,因此环境对有翅蚜的表型以及遗传进化的研究也非常重要。

影响蚜虫表型和遗传进化发生变化的环境因素很多,在全球气候不断发生变化的情况下,除温度外,CO₂ 和 UVB 对植食性昆虫的影响也很大,但关于这方面的报道极少 (Bale *et al.*, 2002),这也是下一步理论研究需要加强的方面。

参考文献 (References)

- Agrawal AA, 2001. Phenotypic in the interactions and evolution of species. *Science*, 294 : 321 – 326.
- Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Martijn Bezemer T, Brown VK, Butterfield J, Buse A, Coulson JC, Farrar J, Good JE, Harrington R, Hartley S, Jones TH, Lindroth RL, Press MC, Symmioudis I, Watt AD, Whittaker JB, 2002. Herbivory in global climate change research : direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8 : 1 – 16.
- Blackman RL, 1972. The inheritance of life-cycle differences in *Myzus persicae*. *Bulletin of Entomological Research*, 62 : 281 – 294.
- Black WC, 1993. Variation in the ribosomal RNA cistron among host-adapted races of an aphid (*Schizaphis graminum*). *Insect Molecular Biology*, 2 : 59 – 69.
- Buitenhuis R, Boivin G, Vet LEM, Brodeur J, 2004. Preference and performance of the hyperparasitoid *Syrphophagus aphidivorus* (Hymenoptera : Encyridae) : fitness consequences of selecting hosts in live aphids or aphid mummies. *Ecological Entomology*, 29 : 648 – 656.
- Cao Y, Zeng L, Cui ZX, Wang YB, Chen WS, 2004. Study of the effect of host plants on peach aphids on lily. *Journal of Southwest Agricultural University (Natural Science)*, 26 (2) : 165 – 168. [曹毅, 曾玲, 崔志新, 王蕴波, 陈文胜, 2004. 寄主植物对百合上桃蚜的影响研究. 西南农业大学学报(自然科学版), 26 (2) : 165 – 168]
- Chen WS, Cui ZX, Li BF, 2002. The influence of temperature on peach aphids population. *Hubei Agricultural Science*, 2 : 68 – 69. [陈文胜, 崔志新, 李炳夫, 2002. 温度对桃蚜种群发生的影响. 湖北农业科学, 2 : 68 – 69]
- De Barro PJ, Sherratt TN, Brookes CP, 1995a. Spatial and temporal genetic variation in British field population of the gain aphid *Sitobion avenae* (F.). (Hemiptera : Aphididae) studied using RAPD-PCR. *Proceedings of the Royal Society of London (Series B)*, 262 : 321 – 327.
- De Barro PJ, Sherratt TN, Carvalho GR, 1995b. Geographic and microgeographic genetic differentiation in two aphid species over southern England using multilocus (GATA)₄ probe. *Molecular Ecology*, 4 : 375 – 382.
- Dong YW, Hou JH, Zhu BC, Li PQ, Pang YH, 2005. Concepts related to epigenetics and their advances. *Journal of Biology*, 22 (1) : 1 – 3. [董玉玮, 侯进慧, 朱必材, 李培青, 庞永红, 2005. 表观遗传学的相关概念和研究进展. 生物学杂志, 22 (1) : 1 – 3]
- Feng GL, Zhao ZW, Li M, He FQ, Jin Y, Li ZQ, Du SX, 2001. Relationship between esterase activities of the cotton aphid (*Aphis gossypii*) and overwintering host plants. *Acta Entomologica Sinica*, 44 (3) : 304 – 310. [冯国蕾, 赵章武, 李梅, 何凤琴, 金莹, 李宗清, 杜善学, 2001. 不同寄主植物与棉蚜酯酶活性的关系. 昆虫学报, 44 (3) : 304 – 310]
- Fenton B, Woodford JAT, Malloch G, 1998. Analysis of clonal diversity of the peach-potato aphid, *Myzus persicae* (Sulzer), in Scotland, UK and evidence for the existence of a predominant clone. *Molecular Ecology*, 7 (11) : 1 475 – 1 487.
- Ffrench-Constant RH, Devonshire AL, White RP, 1988. Spontaneous loss and reselection of resistance in extremely resistant *Myzus persicae* (Sulzer). *Pest Biochemistry Physiology*, 30 : 1 – 10.
- Field LM, Lyko F, Mandrioli M, Prantero G, 2004. DNA methylation in insects. *Insect Molecular Biology*, 13 (2) : 109 – 115.
- Fragoyiannis DA, Mckinlay RG, Df Mello JPF, 1998. Studies of the growth, development and reproductive performance of the aphid *Myzus persicae* on artificial diets containing potato glycoalkaloids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 88 : 59 – 66.
- Gong P, Yang XW, Zhang XX, Liu XD, Chen XF, 2001. Microsatellite

- primer-PCR studies on the population differentiation of *Aphis gossypii* in relation to host plants and seasons. *Acta Ecologica Sinica*, 21(5):765–771. [龚腾, 杨效文, 张孝義, 刘向东, 陈晓峰, 2001. 棉蚜 (*Aphis gossypii*) 种群寄主分化和季节分化的微卫星引物 PCR 研究. 生态学报, 21(5):765–771]
- Goundoudaki S, John AT, John TM, Konstandions DZ, Savas D, 2003. Performance of the tobacco aphid *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) on Oriental and Virginia tobacco varieties. *Agricultural and Forest Entomology*, 5:285–291.
- Guildemond JA, Brink WJ, Belder E, 1998. Methods of assessing population increase in aphids and the effect of growth stage of the host plant on population growth rates. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86:163–173.
- Hales DF, Tomiuk J, Wohrmann K, 1997. Evolutionary and genetic aspects of aphid biology: a review. *European Journal of Entomology*, 94:1–55.
- Hardie J, Lees AD, 1985. Endocrine control of polymorphism and polyphenism. In: Kerkut GA, Gilbert LI eds. *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. Oxford: Pergamon. 8:441–490.
- Heie O, 1987. Palaeontology and phylogeny. In: Minks AK, Harrewijn P eds. *Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Elsevier, Amsterdam. 367–391.
- Hou YM, Liu SY, Zhou JH, Hu ZD, Hu MR, Zhao YX, 1999. Researches on population dynamics of green peach aphid, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) on different host plants. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 17(4):45–49. [侯有明, 刘绍友, 周靖华, 胡作栋, 胡美绒, 赵耀先, 1999. 不同寄主植物上桃蚜种群动态的研究. 干旱地区农业研究, 17(4):45–49]
- Hou YM, Wu JX, An YG, Hu MR, Nan XP, Liu SY, Hu ZD, 2000. Studies on growth and population dynamics of body-color biotypes of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 9(1):35–38. [侯有明, 仵均祥, 安英鸽, 胡美绒, 南新平, 刘绍友, 胡作栋, 2000. 桃蚜体色生物型种群动态研究. 西北农业学报, 9(1):35–38]
- Karley AJ, Parker WE, Pitchford JW, Douglas AE, 2004. The mid-season crash in aphid populations: why and how does it occur? *Ecological Entomology*, 29:383–388.
- Li TW, Zong J, Gao XW, Zheng BZ, 1997. Induction of host plants on carboxylesterase and acetylcholinesterase activity in green peach aphid. *Plant Protection*, 23(2):14–16. [李腾武, 宗静, 高希武, 郑炳宗, 1997. 寄主植物对桃蚜羧酸酯酶和乙酰胆碱酯酶的诱导作用. 植物保护, 23(2):14–16]
- Liu J, Wu KM, Zhao KJ, Guo YY, 2003. The ecological adaptability of *Aphis gossypii* collected from different climate zones to temperature and photoperiod. *Acta Ecologica Sinica*, 23(5):863–869. [刘健, 吴孔明, 赵奎军, 郭予元, 2003. 不同地理种群棉蚜对温度和光周期的生态适应性. 生态学报, 23(5):863–869]
- Liu SS, Wu XJ, 1994. The influence of temperature on wing dimorphism in *Myzus persicae* and *Lipaphys erysimi*. *Acta Entomologica Sinica*, 37(3):292–297. [刘树生, 吴晓晶, 1994. 温度对桃蚜和萝卜蚜翅型分化的影响. 昆虫学报, 37(3):292–297]
- Llewellyn KS, Loxdale HD, Harrington R, Brookes CP, Clark SJ, Sunnucks P, 2003. Migration and genetic structure of the grain aphid (*Sitobion avenae*) in Britain related to climate and clonal fluctuation as revealed using microsatellites. *Molecular Ecology*, 12:21–34.
- Ma CS, Hau B, Poehling HM, 2004. Effects of pattern and timing of high temperature exposure on reproduction of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 110:65–71.
- Moran NA, 1992. The evolution of aphid life cycles. *Ann. Rev. Entomol.*, 37:321–348.
- Muller CB, Williams IS, Hardie J, 2001. The role of nutrition, crowding and interspecific interactions in the development of winged aphids. *Ecological Entomology*, 26:330–340.
- Puterka GJ, Black WC IV, Steiner WM, 1993. Genetic variation and phylogenetic relationships among worldwide collection of Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko), inferred from allozyme and RAPD-PCR markers. *Heredity*, 70:604–628.
- Simon JC, Blackman RL, Legallie JF, 1991. Local variability in the life-cycle of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (Homoptera, Aphididae) in western France. *Bulletin of Entomological Research*, 81:315–322.
- Stamps JA, 1991. Why evolutionary issues are reviving interest in proximate behavioral mechanisms? *American Zoologist*, 31(2):338.
- Sunnucks P, De Barro PJ, Lushai G, Maclean N, Hales D, 1997a. Genetic structure of an aphid studied using microsatellites: cyclic parthenogenesis, differentiated lineages and host specialization. *Molecular Ecology*, 6:1 059–1 073.
- Sunnucks P, Diver F, Brown WV, 1997b. Biological and genetic characterization of morphologically similar *Therioaphis trifolii* (Hemiptera: Aphididae) with different host utilization. *Bulletin of Entomological Research*, 87:425–436.
- Takada H, 1988. Breeding trials between tobacco form ' and non-tobacco form ' of *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 32(1):60–62.
- Vanlerberghe MF, Chavigny P, 1998. Host-based genetic differentiation in the aphid *Aphis gossypii* Glover, evidenced from RAPD fingerprints. *Molecular Ecology*, 7(7):905–914.
- Vargas RR, Troncoso AJ, Tapia DH, Ruby OD, Hermann MN, 2005. Behavioral differences during host selection between alate virginoparae of generalist and tobacco-specialist *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 116:43–53.
- Vorburger C, 2004. Cold tolerance in obligate and cyclical parthenogens of the peach-potato aphid, *Myzus persicae*. *Ecological Entomology*, 29:498–505.
- Vorburger C, 2006. Temporal dynamics of genotypic diversity reveal strong clonal selection in the aphid *Myzus persicae*. *J. Evol. Biol.*, 19:97–107.
- Weber G, 1985. Genetic variability in host plant adaptation of the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38:49–56.
- Wilkinson TL, Douglas AE, 2003. Phloem amino acids and the host plant range of the polyphagous aphid, *Aphis fabae*. *Entomologia*

Experimentalis et Applicata, 106 : 103 – 113.

Xie XY, 1992. Two bio-type of *Myzus persicae* (Homoptera : Aphididae) in crucifers. *Plant Protection*, 18 (1) : 31 – 32. [谢贤元, 1992. 十字花科植物上桃蚜的两个生物型. *植物保护*, 18 (1) : 31 – 32]

Yang XW, Zhang XX, Chen XF, Wang Y, 1999. RAPD-PCR analysis of peach aphids on different host plant. *Journal of Plant Protection*, 26 (2) : 147 – 152. [杨效文, 张孝羲, 陈晓峰, 王瑛, 1999. 不同寄主植物上的烟蚜 DNA 多态性的 RAPD-PCR 分析, *植物保护学报*, 26(2) : 147 – 152]

Yang XW, Zhang SF, Zhang XX, 2000. Karyotypes of green peach aphids from different host plants. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 6(1) : 56 – 60. [杨效文, 张素方, 张孝羲, 2000. 不同寄主植物上烟蚜的染色体组型研究. *应用与环境生物学报*, 6(1) : 56 – 60]

Zhang GX, Zhong TS, 1990. Experimental studies on some aphid life-cycles and the hybridization of two sibling species. In : Campbell RK, Eikenbary RD eds. *Aphid-plant Genotype Interactions*. Elsevier, Amsterdam. 37 – 50.

Zhao HY, Wang SZ, Yuan F, Dong YC, Zhang GS, 1995. Life table of *Myzus persicae* under different temperature and host plant conditions. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 6(Suppl.) : 83 – 87. [赵惠燕, 汪世泽, 袁锋, 董应才, 张改生, 1995. 不同温度与寄主条件下桃蚜生命表的研究. *应用生态学报*, 6(增刊) : 83 – 87]

Zitoudi K, Margaritopoulos JT, Mamuris Z, Tsitsipis JA, 2001. Genetic variation in *Myzus persicae* populations associated with host-plant and life cycle category. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99 : 303 – 311.

(责任编辑 : 袁德成)