

# 蚜虫学研究现状与学科发展趋势

黄晓磊<sup>1,2</sup>, 乔格侠<sup>1,\*</sup>

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要:** 蚜虫由于本身具有的一些特性, 如周期性的孤雌生殖、多样的生活史、卵生或卵胎生、多样化的虫瘿、行为分化等特征, 成为众多昆虫学家和进化生物学家研究的对象, 以蚜虫为研究模型可以解决很多重大的生物学问题。综合最新的研究成果, 本文从蚜虫系统学、蚜虫与寄主植物的关系、蚜虫生物地理学和多样性、蚜虫生物学和生态学、蚜虫行为学、蚜虫与内共生菌关系以及蚜虫功能基因组学等方面综述了蚜虫学的研究进展, 并指出了蚜虫学研究中的热点。

**关键词:** 蚜虫; 蚜虫学; 研究现状; 发展趋势

中图分类号: Q969.367.1 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2006)06-1017-10

## Research status and trends in Aphidology

HUANG Xiao-Lei<sup>1,2</sup>, QIAO Ge-Xia<sup>1,\*</sup> (1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** Due to their unique characters, such as the cyclic parthenogenesis, multiple life cycles, oviparous or oviparous/viviparous, diverse galls, and differentiation of behavior, aphids always attract much attention of entomologists and evolutionary biologists. Aphids are good models for resolving many significant problems in biology. Integrated the new fruits in Aphidology, this paper reviewed the research status of Aphidology and discussed the problems in such aspects as aphid systematics, aphid biogeography and diversity, behavioural science of aphids, aphid-plant interactions, biology and ecology of aphids, aphid-symbiont interactions and aphid functional genomics. Finally, the future hot topics in Aphidology were suggested.

**Key words:** Aphid; Aphidology; research status; trends

蚜总科(Aphidoidea)隶属于昆虫纲半翅目(Hemiptera)传统上归为同翅目(Homoptera)胸喙亚目(Sternorrhyncha)。蚜虫类是半翅目昆虫中一个较大的类群, 世界已知种类4700余种(von Dohlen *et al.*, 2006)。中国蚜虫类资源丰富, 已知种类1000余种(Qiao and Zhang, 2004)。蚜虫刺吸植物的韧皮部, 吸食植物汁液; 具有周期性的孤雌生殖(孤雌世代和有性世代交替)、复杂多样的生活史、卵生或卵胎生等特征。由于蚜虫类本身的一些特性, 使其成为众多昆虫学家和进化生物学家研究的对象, 蚜虫学也成为异常活跃的研究领域。首先, 一些蚜虫种类是重要的农林业害虫, 如棉蚜 *Aphis gossypii* (Glover)、桃蚜 *Myzus persicae* (Sulzer)、桔二叉蚜 *Toxoptera aurantii* (Boyer de Fonscolombe)、大豆蚜

*Aphis glycines* (Matsumura)、禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus)等常造成严重危害, 苹果绵蚜 *Eriosoma lanigerum* (Hausmann)和葡萄根瘤蚜 *Viteus vitifoliae* (Fitch)则为重要的检疫害虫, 针对这些蚜虫的生活史和生态学等方面的研究对于制定有效的防治策略是必需的。其次, 蚜虫一些有趣的现象, 比如复杂多样的生活史、多样化的虫瘿、行为的分化等, 值得深入研究。另外, 蚜虫是解决一些重大生物学问题极好的研究模型, 如蚜虫同一生活周期中有性和孤雌生殖方式转换机理的研究有助于解决有性生殖方式的进化和相关基因的表达调控等重大科学问题, 蚜虫-寄主植物关系模型和蚜虫-内共生菌模型则可用于协同进化研究。

蚜虫学研究涵盖范围很广, 不同分支领域研究

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30570214, 30670240); 国家基础科学人才培养基金项目(NSFC-J0030092)

作者简介: 黄晓磊, 男, 1981年生, 河北人, 博士研究生, 研究方向为蚜虫动物地理学与进化, E-mail: huangxl@ioz.ac.cn

\* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: qiaogx@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2006-03-07; 接受日期 Accepted: 2006-07-13

水平不一,对不同科学问题的研究也涉及了多样的研究方法。参考蚜虫学领域相关文献,结合 2005 年 10 月在澳大利亚 Fremantle 举行的第七届国际蚜虫学大会所报道的最新研究成果,本文将从蚜虫系统学、蚜虫与寄主植物的关系、蚜虫生物地理学和多样性、蚜虫生物学和生态学、蚜虫行为学、蚜虫与内共生菌关系以及蚜虫功能基因组学等方面对蚜虫学研究现状做一综述,并对蚜虫学未来的研究热点进行分析。

## 1 蚜虫系统学

蚜虫系统学(Aphid systematics)研究包括两方面的研究内容,一是蚜虫分类和鉴定;二是蚜虫各类群系统发育关系。

### 1.1 蚜虫分类学

传统分类仍然是目前最常用的蚜虫分类方法,应用的形态学性状主要为蚜虫的表型特征,还包括细胞学特征如染色体特征、超微结构特征等。在传统分类的基础上,建立了较为成熟的蚜虫高级阶元分类系统,如 Szelegiewicz (1968)、Shaposhnikov (1979)、张广学和钟铁森(1983)、Blackman 和 Eastop (1984, 1994)、Heie (1987)、Remaudière 和 Remaudière (1997)等,但各分类系统之间仍有较大争议。

随着最近几年 DNA 条形码(DNA Barcode, 可以代表物种的特定 DNA 序列)被用于物种分类(Hebert *et al.*, 2003, 2004; Pearson, 2004),蚜虫学家也倡导将其作为新的“性状”用于蚜虫分类学研究,以鉴定形态学性状难以鉴别的物种,并精确、快速的对蚜虫进行分类(Sabater-Munoz *et al.*, 2005)。Sabater-Munoz 等(2005)用线粒体 COI 序列很清楚地鉴定出形态学上难以鉴别的五节根蚜族(Fordini)蚜虫的次生寄主型。DNA 条形码可以有效地鉴定隐存种、蚜虫不同的生物型、次生寄主型等,此类研究将是未来蚜虫分类学的一个增长点。但仍有一些问题需要探讨,如蚜虫不同类群物种间采用多大的遗传差异标准、COI 标记对所有的蚜虫类群是否适合等。

### 1.2 蚜虫系统发育研究

1.2.1 蚜虫分支系统学:在分类系统建立的基础上,许多蚜虫分类学家基于形态特征对蚜虫类高级阶元的系统发育关系进行了探讨,并提出了相应的系统发育关系假说(Shaposhnikov, 1979; Heie, 1987)。分支系统学由于其方法的客观性和科学性,在蚜虫系统发育研究中也得到了比较广泛的应用,

如张广学等(1999)对蚜虫类 13 科的系统发育关系的探讨,乔格侠(1996)对蚜虫类 13 科、扁蚜科(Hormaphididae)属间、毛蚜科(Chaitophoridae)属间、群蚜科(Thelaxidae)属间和毛管蚜科(Greenideidae)属间系统发育关系的研究,Zhang 和 Chen(1999a, 1999b)对瘦绵蚜科(Pemphigidae)和大蚜科(Lachnidae)的系统发育关系的研究,Jensen(1997)对谷网蚜属 *Sitobion* 的支序系统学研究等。

但蚜虫分支系统学研究中存在几个问题。一是蚜虫类由于许多形态特征退化导致可用于分类和系统发育分析的特征较少;二是在确定性状演化极向时,由于研究者的主观性,不同的研究者可能得出不同的结果;三是分支系统学本身存在的问题,即不能体现出“时间”这个进化研究中的重要因素,因此不能揭示蚜虫系统发育关系在时间框架内的演化历史。

1.2.2 蚜虫分子系统学:随着分子生物学技术在生物系统学研究中的应用,分子系统学很快发展为热门的研究领域,相应的技术和分析方法也在蚜虫系统学研究中得到广泛应用,其中应用最多的分子标记是蚜虫线粒体基因 CO I、CO II、核基因 EF-1 $\alpha$ 、核视长蛋白基因、蚜虫内共生菌基因、微卫星等。最近张合彩和乔格侠(2006)对基因序列在蚜虫分子系统发育研究中的应用进行了综述。

利用分子系统学对蚜虫类系统发育关系的研究,主要集中在对蚜总科内高级阶元(亚科间)系统发育关系的探讨。von Dohlen 和 Morar(2000)利用线粒体核糖体基因构建蚜科分子系统树,但没有解决高级阶元间的系统发育关系,除了蚜亚科(Aphidinae)和大蚜亚科(Lachninae)形成单系之外,其它亚科都没有得到重建,他们提出了蚜虫亚科水平上快速辐射的进化假说来解释系统树的拓扑关系,但传统形态学支持的亚科在分子系统树上纷纷瓦解仍为这个假说留下了疑问。利用 5 个科蚜虫的线粒体 F-ATPase 复合体第 6 亚基序列以及这 5 个科的蚜虫初级内共生菌 16s rDNA、F-ATPase 复合体  $\beta$  亚基序列所构建的系统树也没有解决高级阶元间的关系,但也暗示蚜虫于早第三纪发生了适应辐射(Martinez-Torres *et al.*, 2001)。Ortiz-Rivas 等(2004)利用核视长蛋白基因构建了 7 亚科蚜虫的系统发育树,将卵胎生蚜虫分为大蚜亚科、群蚜亚科(Thelaxinae)+瘦绵蚜亚科(Pemphiginae)以及蚜亚科+斑蚜亚科(Drepanosiphinae)三个支系,并得到了较高的支持率,但这项研究的取样所覆盖的亚科和族

都显得不足;此外,瘦绵蚜亚科和斑蚜亚科都存在并系,这也使得结果不够清晰。近来作者所在的研究组利用 EF1-a 基因构建了蚜科系统发育树,虽然结果显示高级阶元间的系统发育关系仍不能得到很好的解决,但较前人工作有进一步的改善,并对 von Dohlen 和 Moran 的假说提出修订,提出蚜虫演化历史中发生 2 次辐射的观点(另文发表)。Ortiz-Rivas 等(2005)对线粒体基因和核基因标记的联合分析暗示增加分子标记对解决蚜虫高级阶元间系统发育关系可有一定效果。

对蚜虫低级阶元(亚科内、族间、属间等)系统发育关系的研究开展尚少,有限的研究如 Normark (2000)对大蚜科蚜虫的分子系统学研究, von Dohlen 等(2002)对扁蚜族(Hormaphidini)的分子系统学研究, von Dohlen 等(2006)对蚜亚科的分子系统学研究等。利用 EF-1 $\alpha$ 、亮氨酸 tRNA 基因、CO II 所构建的蚜亚科系统发育关系树中,蚜族(Aphidini)的单系性得到了确认,并处于系统树的基部;而粉毛蚜族(Pterocommatini)被并入长管蚜族(Macrosipini),并与二尾蚜属 *Cavariella* 聚在一起,这与形态学认为蚜亚科分为蚜族、粉毛蚜族和长管蚜族有一定差别(von Dohlen *et al.*, 2006)。

上述可见,基于形态特征的蚜虫系统发育关系假说之间有很大分歧,且分子系统发育关系假说与形态系统发育关系假说之间也有差异,但分子系统学的发展仍为解决这些问题提供了机遇。合理解决蚜虫类高级阶元系统发育关系仍是将来的重点和难点,应增加类群和取样量,并尝试采用更多分子标记进行联合分析。同时,为解决蚜虫类其他的生物学问题,如虫瘿的演化、蚜虫和寄主植物间协同进化关系、蚜虫类分布格局的演化等,利用分子系统学方法在不同分类阶元(科、亚科、属、种、种群)水平上对蚜虫系统发育关系的研究有待加强。

## 2 蚜虫与寄主植物的关系

蚜虫与寄主植物关系研究主要包含两个层次,一是蚜虫和植物的宏观进化关系的研究,如化石蚜虫(Heie, 1967, 1987, 1999)系统发育关系(von Dohlen and Moran, 2000)蚜虫与寄主植物的形态适应(Moran, 1986)等研究,主要在种上阶元进行研究;二是蚜虫和植物的微观进化关系研究,主要在种级或种下探讨蚜虫对寄主植物的选择(Bournoville *et al.*, 2004; Tjallingii, 2004)蚜虫与植物的相互影响

(如蚜虫取食对植物生理上的影响、植物抗蚜性机理等)(Larson, 1998; Lukasik *et al.*, 2004; Chakrabarti and Chakrabarti, 2004)寄主植物特化与蚜虫物种形成(Via, 1999; Hawthorne and Via, 2001; Via and Hawthorne, 2002)等。两个层次的研究不是截然分割的,很多问题需同时跨越这两个层次。

蚜虫类有很高的寄主植物特异性,很多种类只寄生在一种或几种寄主植物上,并且演化出许多与寄主植物表面特征相适应的形态特征,这暗示蚜虫与寄主植物间密切的协同进化关系(Eastop, 1986)。有些蚜虫种类则有非常广泛的寄主植物,甚至可以同时寄生不同科的植物,如可以发生寄主转移的种类(Eastop, 1973, 1986)。

更合理的蚜虫系统发育关系的构建可以在宏观进化层次上为阐明一些进化问题,如虫瘿演化、食性演化、蚜虫和寄主植物的协同进化等提供分析的基础。蚜虫的祖先类群是否取食裸子植物,其后是否发生由裸子植物向被子植物的寄主转换,各方有一些争论,如有的学者认为大蚜科由取食被子植物的祖先起源,在蚜总科内处于较进化的位置(Heie, 1987);而近来一些分子系统学研究发现大蚜科在蚜总科内处于基部的地位(von Dohlen and Moran, 2000),并暗示其祖先与裸子植物关系更密切(Normark, 2000)。在蚜虫高级阶元水平和各类群内部,其食性演化分别是怎样的格局,需要更多的结合蚜虫系统发育的研究。传统观点认为蚜虫与寄主植物有平行进化的关系(Eastop, 1986),而最近对分布于北美矮松类(pinyon)植物上的长足大蚜属 *Cinara* 一些种类的分子系统发育分析表明,蚜虫的分化和寄主植物的分化并没有平行关系,寄主转换(host switching)是矮松上该属蚜虫发生物种分化的主要原因(Favret and Voegtlin, 2004)。大蚜类的分化是否与其寄主植物有对应关系?在何种水平上(科、属、种等)有对应关系?蚜虫与寄主植物平行进化的格局是否普遍?回答上述问题需要更多类群更合理的系统发育关系的构建以及与寄主植物间关系的分析,这是从宏观进化层次验证蚜虫和寄主植物存在协同进化关系所必需的。

虫瘿的形成是蚜虫与寄主植物关系密切的反映。虫瘿的种类特异性很高,它们为蚜虫提供了适宜的寄生环境(Wool, 2004)。另一方面,虫瘿蚜虫的寄生对寄主植物的生理代谢产生影响,虫瘿的产生本身可能就是植物发育过程被蚜虫改变的结果(Stern, 1995; Stone and Schönrogge, 2003);有研究发

现盐肤木倍蚜 *Melaphis rhois* (Fitch) 诱导一种漆树 *Rhus glabra* 形成虫瘿后,被寄生形成虫瘿的叶片的光合效率比没有形成虫瘿且远离虫瘿的叶片下降了 24% ~ 52% (Larson, 1998)。虫瘿的产生及形态多样性可能受蚜虫自身的调控,未来在分子水平对蚜虫相关基因及控制寄主植物形态分化的相关基因表达调控的研究将有助于阐明虫瘿产生和分化的机理。对虫瘿蚜虫类群的系统发育研究也将最终揭示虫瘿在各类群中的演化历史。

植食性昆虫在不同的植物上产生适应,进而发生寄主植物高度特化,伴随着生殖隔离增加,则可能发生物种分化 (Feder *et al.*, 1988; Hawthorne and Via, 2001; Berlocher and Feder, 2002)。Hawthorne 和 Via (2001) 以寄生于不同植物上的豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* (Harris) 为研究材料,发现决定其植物利用和交配选择的数量性状基因紧密连锁,促进了寄主特化和生殖隔离的共同进化,进而可能导致物种分化。取食不同寄主植物的广食性蚜虫或进行寄主转换的蚜虫可以做为寄主专化和物种形成研究的理想模型。关于蚜虫对寄主植物选择的研究进展, Powell 等 (2006) 进行了详尽地综述,并讨论了对蚜虫进化研究及防治的意义。

### 3 蚜虫生物地理学和多样性研究

蚜虫类在其生活周期中大部分时间以无翅孤雌蚜存在,主动迁移能力很有限,有翅蚜虽有相对较强的迁移能力,但也局限在有限的范围内。蚜虫类迁移能力较差,加上其分布受寄主植物分布范围的限制,是动物地理学研究的好材料。Moran (1989) 应用生物地理学证据分析了蚜虫和寄主植物的关系及蚜虫生活周期的演化,同时也为蚜虫动物地理学研究指出了一个方向,即利用蚜虫和寄主植物分布关系来解决生物地理学问题。但目前为止,蚜虫动物地理学方面的研究并不多,一些代表性的工作最近才见报道。von Dohlen 等 (2002) 利用核基因 *EF-1 $\alpha$*  部分序列和线粒体 *CO II* 序列对间断分布于东亚和北美东部的扁蚜族蚜虫的系统发育关系进行了分析,发现东亚属和北美属分别形成单系,暗示蚜虫及其寄主植物可能经历了同样的地质事件即北美大陆和欧亚大陆的隔离,之后隔离分化成为不同的支系。但这一地质事件是否对蚜虫类的分布格局有普遍影响,尚需对更多具有此类间断分布的蚜虫类群(如纡蚜科 *Mindaridae*) 的生物地理学研究。蚜虫同其寄主

植物生物地理学的联合分析不但有助于了解蚜虫分布格局的演化,还可以验证一些典型的生物地理格局和地质事件,加上蚜虫类演化历史较长(约 2.5 亿年),对于探讨板块运动等一些大的地理格局非常合适。

蚜虫与其寄主植物之间有密切的关系,但蚜虫分布与其寄主植物的分布是否有较大的相关性,这种相关性在不同的蚜虫类群是否不同?一些研究对这些问题进行了初步探讨。乔格侠等 (2003) 应用 GIS (地理信息系统) 技术对中国侧棘斑蚜属 *Tuberculatus* 蚜虫的分布格局进行了分析,并将寄主植物分布与蚜虫分布叠加,探讨了两者的关系,结果表明两者分布基本吻合,但一些寄主植物分布的地区没有蚜虫分布记录,是采集疏漏还是那些地区确实不适合蚜虫的生长,有待于进一步的研究;同时还基于寄主植物分布对蚜虫的可能分布进行了预测,以指导以后的野外考察工作。

蚜虫多样性与寄主植物分布的关系研究,对蚜虫保护生物学是非常重要的。Hopkins 和 Thacker (2004) 通过对英国小蛾类与其寄主植物分布研究确定了小蛾类稀有程度同寄主植物分布范围的数量关系,并将该数量关系用于蚜虫稀有物种的确定。但利用小蛾和寄主范围的数量关系确定蚜虫稀有物种存在的问题是,虽然小蛾类和蚜虫类在一些生物学特性如较低的寄主搜寻能力上很相似,毕竟两者还有很多其他生活习性差异,由小蛾类得到的数量关系用于蚜虫类就值得商榷。Dixon (2004) 也认为稀有蚜虫的研究将对保护生物学有很重要的启发。从保护生物学角度,将来需要加强对蚜虫物种多样性格局及这些格局的决定因子的研究。

开展充分的野外调查,是了解蚜虫种类的确切分布及生物地理学分析的基础。利用系统发育方法包括分子系统学研究蚜虫分布格局演化属于历史生物地理学范畴,利用 GIS 技术、统计分析等方法对蚜虫分布与寄主植物分布及其他环境因子关系的研究属于生态生物地理学范畴,这些研究对于了解蚜虫类的演化历史和多样性格局成因都是非常重要的。

### 4 蚜虫生物学和生态学研究

蚜虫生物学和生态学研究是开展蚜虫防治的基础,对于探讨其他理论问题也非常重要 (Dixon, 2004)。此处蚜虫生物学指其生活习性包括生活史、种群变化、生理等,与气候、环境因子等的关系则构

成了蚜虫生态学研究内容。

蚜虫生物学研究有很长的历史,早期的研究多是对现象的描述,大多基于野外观察,如蚜虫的迁移和光周期对性蚜的诱导、光对蚜虫发育的影响、蚜虫的滞育等(Dixon, 2004)。现阶段蚜虫生物学研究则利用实验设计开展的更加深入,Dixon和Hopkins(2005)以5种蚜虫为对象,研究了温度与其季节性发育和分布的关系;Thieme和Dixon(2005)探讨了实验室长期培养对豌豆蚜生物学特性的影响。蚜虫生活周期非常复杂多样,对于蚜虫生活周期演化的研究需要回答蚜虫生活周期演化中的一些关键环节,如孤雌生殖和胎生的起源、蚜虫多型性的演化、寄主转换的获得与丢失、有性生殖阶段的丢失等。先分解后综合即对这些环节的分别研究以及进一步的综合分析可能是研究蚜虫生活周期演化的唯一途径。Morai(1992)曾对蚜虫生活周期演化中的关键问题进行了综述,并尝试着提出了一些解释,对未来研究的方向提出了自己的见解,这是迄今为止蚜虫生活周期演化研究方面最全面和精细的一篇综述。无疑,蚜虫生活周期演化是蚜虫学研究领域一个非常复杂的问题,需要不同学科研究的综合。

综合气候因素,研究蚜虫发生、迁飞、分布规律即种群动态规律,以推测蚜虫暴发机制,可以为制定准确的防治措施提供依据。为研究蚜虫种群动态及全球变化对蚜虫的影响,欧洲19个国家建立了蚜虫吸集器网络(suction traps network),长期的监控将会提供大量有价值的信息(Harrington *et al.*, 2004);为监控大豆蚜的种群动态,蚜虫吸集器网络在北美也被广泛建立(Voegtlin *et al.*, 2005);利用从遍布全国的吸集器网络所获得的数据,新西兰构建了AphidWatch.com网络数据库,提供蚜虫迁飞、蚜虫携带病毒预报等信息(James *et al.*, 2005)。同时,寻找有效的蚜虫天敌,研究蚜虫与天敌的关系(Fuentes-Contreras *et al.*, 2004; O'Neil *et al.*, 2005),开展蚜虫生物防治,也是未来的发展方向。

## 5 蚜虫行为学研究

Aoki(1977)发现铁线莲扣绵蚜 *Colophina clematis* (Shinji)产生1龄不育兵蚜,这类蚜虫有防御和进攻的行为,这是蚜虫行为学研究的开始。随后在其他一些蚜虫种类中也发现了兵蚜,在已记录的4700余种蚜虫中,1%左右的种类分化出了兵蚜,但它们的“武器”和行为方式比较多样(Stern and Foster,

1996)。蚜虫的其他行为陆续被报道,如利他扩散行为(Setzer, 1980; Aoki, 1982)、清洁行为(Aoki, 1980; Aoki and Kurosu, 1989; Benton and Foster, 1992)、Pike和Foster(2004)发现螺瘿绵蚜 *Pemphigus spyrothecae* (Passerini)具有虫瘿修复(fortress repair)行为,这种行为的发现为证明蚜虫是否属于真社会性昆虫提供了重要证据。

目前发现社会性的蚜虫种类主要局限在瘿绵蚜科和扁蚜科(Stern and Foster, 1996)。继续调查有行为分化的蚜虫种类,并描述其相关生物学和行为分化,对于弄清社会性蚜虫在整个蚜虫类各阶元的分布并开展进一步的工作是必需的。基于前人的研究工作,Stern和Foster(1996)对兵蚜的演化进行了综述,涉及兵蚜的分类,虫瘿和兵蚜,兵蚜的行为,兵蚜产生的可能原因等,并构建了一个影响兵蚜演化的5变量模型。该文章中提出的一些假说和模型基于有限的蚜虫行为学证据,其合理性尚有待检验。近些年从不同角度和水平对兵蚜产生及行为机理的研究多了起来。从系统发育角度探讨兵蚜起源方面,Stern(1998)利用分子标记对扁蚜科坚蚜族内兵蚜的系统发育关系进行了分析,认为兵蚜在坚蚜族内有几次独立起源。Abbot等(2001)观察到相当数量的瘿绵蚜属胖睡莲瘿绵蚜 *Pemphigus obesinymphae* (Aoki and Moran)迁移到其他种类的虫瘿中,他们应用多位点简单重复序列(ISSR)作为遗传标记对虫瘿内蚜虫进行了遗传分析,发现虫瘿内来自不同克隆的蚜虫混合程度很高;更有趣的是,他们进一步应用遗传标记对“入侵”蚜虫的行为进行了分析,发现迁移后的蚜虫已经不再行使防御和进攻的角色,而是“自私”的迅速发育为有翅成蚜,对这种行为的机理他们做了进一步的讨论。关于这种行为方式,Withgott等(1997)的工作可能会给我们另外一些提示,他们设计实验发现胖睡莲瘿绵蚜虫瘿内干母的死亡使兵蚜迅速发育为有翅成蚜,推测可能兵蚜的发育过程是由干母来控制的。而干母是通过信息素还是其他方式来影响兵蚜的发育,有待进一步的研究。Foster(2002)认为这类蚜虫采取了防御和扩散结合的综合生存策略,但这种策略在其他社会蚜虫种类中是否广泛以及这种策略对自然选择的适应意义还需要更多的探讨。对于兵蚜产生的机理,Shibao等(2003)以安息香管扁蚜 *Tuberaphis styraci* 为研究模型发现高的种群密度可以诱导兵蚜的产生。此外,可能光周期、植物的营养状况、温度等因素对兵蚜的分化都有影响,但需要研究去验证。这些因素

仅是影响蚜虫分化的外部因素,它们如何与内部因素(如基因表达)共同作用,也是将来要研究的内容。

遗传基础完全相同的一个蚜虫克隆发生行为的分化,无疑是基因的差异表达在起作用,而且可能有一些“关键基因(key genes)”在蚜虫行为的演化中扮演了重要角色。Kutsukake 等(2004)利用 cDNA 消减、差异筛选及 Northern 杂交等技术从安息香管扁蚜的 2 龄兵蚜的 cDNA 中分离出兵蚜高度特异表达的一个蛋白酶基因,该基因编码的蛋白酶在序列和结构上与组织蛋白酶类似,暗示该蛋白酶在兵蚜的发育中起重要作用,但其具体功能并不清楚。寻找特异基因,并对其在不同行为个体中的表达调控进行研究可能是最终揭示蚜虫行为分化机制的方向。蚜虫社会性行为分化的机制(一个克隆内)与其他社会性昆虫的行为分化机制是否不同?是否有共同的基因在起作用?为何大部分蚜虫类群没有行为的分化,而有行为分化的蚜虫不同类群的行为方式也不同(如有的种类只分化出防御和进攻行为,有的还分化出清洁行为)?要回答这些问题,需要我们综合生物学、生理学、遗传学、分子系统发育等数据进行深入的研究。

## 6 蚜虫与内共生菌关系

在已知的 4 700 余种蚜虫物种中,绝大部分体内都有胞内初级内共生菌(primary endosymbiont),很多体内还有次级内共生菌(second endosymbiont)。蚜虫初级内共生菌隶属于 *Buchnera* 属,该属随着第一株蚜虫内共生菌 *Buchnera aphidicola* 的发现而被创立(Munson *et al.*, 1991)。

众多研究者从不同角度对蚜虫与内共生菌关系进行了大量研究,Baumann 等(1995)的综述从遗传学、生理学、系统地位等角度充分反映了之前的研究成果。营养和生理研究发现,蚜虫内共生菌可以提供给蚜虫寄主必需氨基酸和维生素等营养物质(Nakabachi and Ishikawa, 1997, 1999)。关于内共生菌是否会影响到蚜虫寄主植物特化,存在一些争议(Eisenbach and Mittler, 1987; Adams and Douglas, 1997)。Knabe 和 Dixon(2004)将带有亚种特异内共生菌的豌豆蚜不同寄主植物亚种进行互交实验以验证内共生菌对其寄主选择的影响,发现携带寄主特异内共生菌的杂交后代与携带非特异内共生菌的杂交后代对寄主的选择没有明显差异,他们认为内共生菌对蚜虫寄主植物选择影响不大,但他们的实验

设计中不同内共生菌及不同遗传背景的蚜虫亚种共存的缺陷使得不能清晰的阐述内共生菌对蚜虫寄主选择的影响。Tsuchida 等(2005)选择了遗传背景相同的豌豆蚜,并用抗生素处理获得携带和不携带次级内共生菌 *Candidatus regielia* 的豌豆蚜克隆系,发现两者在不同寄主植物上的存活力有明显差异,表明可能该内共生菌对豌豆蚜寄主植物特化有重要影响。虽然 Tsuchida 等的研究设计较 Knabe 和 Dixon 的实验可能更令人信服,但要想阐明此类涉及内共生菌-蚜虫-寄主植物三者关系的问题需要更深入的研究。蚜虫初级和次级内共生菌都是从母体到胚胎垂直传播的,但其具体的感染过程并不清楚。应用先进的荧光原位杂交技术,Koga 等(2005)对内共生菌感染胚胎的时空过程进行了观察,发现在胚盘时期,初级内共生菌从被初级和次级内共生菌同时感染的母系菌胞中特异性的导出到胚胎中,并在胚胎中专性的定位于单核初级菌胞(mononucleated primary bacteriocyte)中;而次级内共生菌则直接通过体腔感染胚胎,并定位于体积大的多核次级菌胞(polynucleated secondary bacteriocyte)中。

目前,蚜虫和内共生菌关系研究在分子水平已开展的非常深入。*Buchnera* 基因组全序列已经测得(Shigenobu *et al.*, 2000),并且对基因组结构、基因类型和功能等做了初步分析(Ishikawa, 2004)。为探讨蚜虫寄主在蚜菌共生关系中所起的作用,Nakabachi 等(2005)分离了豌豆蚜的菌胞,并利用实时逆转录 PCR 和 ESTs(expressed sequence tags)技术对其转录组进行了分析,结果显示菌胞参与了蚜虫和 *Buchnera* 之间氨基酸交换这一关键代谢过程,运输相关基因和溶酶体相关基因的高表达可能暗示了蚜虫-*Buchnera* 共生关系中一些未知的方面。最近,Perez-Brocal 的研究组测定了长足大蚜属 *Cinara cedri* 的初级内共生菌 *Buchnera aphidicola* (BCc)的基因组全序列,该基因组包含 422 k 对碱基和 401 个基因,是目前所报道的最小的细菌基因组(Perez-Brocal *et al.*, 2005)。

在蚜虫与其内共生菌进化关系方面,利用 5 个科的蚜虫线粒体 F-ATPase 复合体亚基 6 序列以及这 5 个科蚜虫初级内共生菌 16s rDNA、F-ATPase 复合体  $\beta$  亚基序列所构建的两者系统发育树的比较(Martinez-Torres *et al.*, 2001),支持了蚜虫和其初级内共生菌的平行进化假说(Moran *et al.*, 1993)。

鉴于内共生菌与蚜虫密切的进化关系,来自于内共生菌的基因作为分子标记被越来越多的用于蚜

虫分子系统发育的研究,如 16s rDNA、F-ATPase 复合体  $\beta$  亚基等,这对于寻找更多有效的分子标记来解决蚜虫高级阶元间的系统发育关系将是很有帮助的。加强蚜虫与其初级内共生菌关系的研究还可能有助于我们更多的理解真核细胞的产生机制。将来,更多的研究将集中在对蚜虫-内共生菌的关系,以及内共生菌-蚜虫-植物三者关系的研究。并且内共生菌的基因组较小,可以较方便的进行全序列测定,也为更多基于基因组信息的深入研究提供了可能。

## 7 蚜虫功能基因组学研究

对于大多蚜虫的生殖方式,即孤雌世代和有性世代交替,已有研究发现温度、寄主植物状态等外因影响孤雌世代和有性世代的转换,但要真正阐明蚜虫生殖方式转换的机理,需从基因组水平上深入研究。Tagu 等(2004)利用禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi*(Linnaeus)的 3 龄幼虫为材料测得了从孤雌生殖向有性生殖转换时期的 ESTs,分析发现 15 个基因与蚜虫发育和分化有关。应用同样的技术,Trionnaire 等(2005)从豌豆蚜的卵母细胞和脑中提取了 mRNAs,并将生活在长日照和短日照下(短的光周期诱导性蚜的产生)的豌豆蚜的 RNAs 在 cDNA 芯片上杂交,发现 13 个基因差异表达明显,其中 7 个基因可能编码表皮蛋白,但这些基因的具体调节作用有待进一步研究。这些工作为从分子水平了解孤雌生殖和有性生殖转换的机理迈出了可喜的一步。但对更多蚜虫类群 ESTs 的测定以确定可能起作用的基因,以及对这些基因如何调控孤雌生殖和有性生殖的转换的研究是未来必需的。

现代分子生物学技术的成熟能够进行更多基因组水平的研究,使得包括综合探讨杀虫剂抗性快速进化机理、蚜虫的多型性、孤雌生殖和有性生殖的转换、蚜虫和寄主植物关系等生物学问题成为可能。第一步则是要获得基因组水平的数据信息,包括构建相应的 cDNA 文库、构建 DNA 芯片、ESTs 测定、全基因组测序等。Ghanim 和 Sherman(2005)基于桃蚜 *Myzus persicae*(Sulzer)不同发育时期、不同器官的 cDNA 文库构建了 DNA 芯片,该芯片将被用于蚜虫发育、蚜虫与寄主植物关系、蚜虫与内共生菌关系等研究。同时,为研究蚜虫寄主植物选择所涉及的分子过程及寄主特化的分子基础,取食不同次生寄主植物的广食性夏季型蚜虫(在不同寄主植物上基因

表达存在差异)和专一取食木本原生寄主植物的秋末型蚜虫(广食性和专一性蚜虫基因表达的差异)是理想的模型。Figueroa 等(2005)测得了取食烟草的桃蚜的 532 条 ESTs 序列,并对这些基因可能行使的功能进行了初步分析。在国际蚜虫基因组联盟(International Aphid Genomics Consortium, IAGC)倡议下 2005 年 3 月 1 日,美国国立卫生研究院(National Institutes of Health, NIH)的人类基因组研究所(National Human Genome Research Institute, NHGRI)宣布,他们将对具有战略研究意义的豌豆蚜基因组进行全序列测定(<http://www.genome.gov/13014443>)。豌豆蚜是一种危害严重的经济害虫,又是良好的研究模型,相信第一个蚜虫全基因组序列的测定将会为蚜虫学研究带来新的契机。

## 8 结语

蚜虫是许多生物学理论问题研究的极好模型,蚜虫学是一个非常活跃的研究领域,众多的科学家在不同的研究方向、不同层次对不同的生物学问题开展了深入的研究,在这篇综述中不可能穷尽所有的内容。我们可以看出,以蚜虫为研究模型对一些理论问题的探讨越来越深入,如转主寄生生活周期的演化、有性和无性生殖方式的交替、行为的分化等。整合形态、寄主植物、分子等数据对相关进化问题(如蚜虫系统发育关系、生物地理格局演化、蚜虫和植物协同进化、物种形成尤其是同域物种形成等)的探讨将是未来蚜虫学研究的发展趋势。然而,对以上理论问题的探讨要以蚜虫物种分类为基础,综合形态、分子、地理分布、寄主植物等信息进行物种鉴定仍是必需的,DNA 条形码的应用将是未来的研究热点;宏观上对蚜虫物种多样性及其格局的研究有待加强。同时,对蚜虫类中农林害虫的生物学、生态学及防治的研究也仍将是未来关注的重点,并将带来很好的经济效益。蚜虫基因组水平上的研究也逐渐流行,但这样庞大的项目需要更多国际合作的开展,国际蚜虫基因组联盟(IAGC)将起重要作用,作为该联盟的一个项目,以整合、共享蚜虫相关基因和基因组数据信息为目标的网络数据库 APHIDBASE(Gauthier *et al.*, 2005)的建立也需要国际同行的积极参与。

## 参考文献(References)

Abbot P, Withgott JH, Moran NA, 2001. Genetic conflict and conditional

- altruism in social aphid colonies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98 : 12 068 – 12 071.
- Adams D, Douglas AE, 1997. How symbiotic bacteria influence plant utilization by the polyphagous aphid, *Aphis fabae*. *Oecologia*, 110 : 528 – 532.
- Aoki S, 1977. *Colophina clematis* (Homoptera, Pemphigidae), an aphid species with 'soldiers'. *Kontyû*, 45 : 276 – 282.
- Aoki S, 1980. Occurrence of a simple labor in a gall aphid, *Pemphigus dorocola* (Homoptera, Pemphigidae). *Kontyû*, 48 : 71 – 73.
- Aoki S, 1982. Soldiers and altruistic dispersal in aphids. In : Breed MD, Michener CD, Evans HE eds. *The Biology of Social Insects*. Boulder, Colorado : Westview Press. 154 – 158.
- Aoki S, Kurosu U, 1989. Soldiers of *Astegopteryx styraci* (Homoptera, Aphidoidea) clean their gall. *Jap. J. Entomol.*, 57 : 407 – 416.
- Baumann P, Baumann L, Lay CY, Rouhbksh D, Moran N, Clark MA, 1995. Genetics, physiology and evolutionary relationships of the genus *Buchnera* : intracellular symbionts of aphids. *Annu. Rev. Microbiol.*, 49 : 55 – 94.
- Benton TG, Foster WA, 1992. Altruistic housekeeping in a social aphid. *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B : Biol. Sci.*, 247 : 199 – 202.
- Berlacher SH, Feder JL, 2002. Sympatric speciation in phytophagous insects : moving beyond controversy. *Annu. Rev. Entomol.*, 47 : 773 – 815.
- Blackman RL, Eastop VF, 1984. *Aphids on the World's Crops*. Chichester : John Wiley Sons. 1 – 466.
- Blackman RL, Eastop VF, 1994. *Aphids on the World's Trees*. Cambridge, UK : CAB International Univ. Press. 1 – 986.
- Boumville R, Carre S, Badenhauer I, Simon JC, Hennis C, Greze C, 2004. Host-races of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* : biological criteria and feeding behaviour of clones originating from legumes. In : Simon JC, Dedyryer CA, Hullé M, Rispe C eds. *Aphids in a New Millennium*. Paris : INRA. 413 – 419.
- Chakrabarti Sibani, Chakrabarti Samiran, 2004. Influence of biochemical changes in the host plant tissues on growth stages of *Empipemphigus imaicus* (Aphididae). In : Simon JC, Dedyryer CA, Hullé M, Rispe C eds. *Aphids in a New Millennium*. Paris : INRA. 427 – 434.
- Dixon AFG, 2004. Past and future of aphid biology. In : Simon JC, Dedyryer CA, Hullé M, Rispe C eds. *Aphids in a New Millennium*. Paris : INRA. 17 – 25.
- Dixon AFG, Hopkins GW, 2005. Thermal stress, seasonal development and distribution in aphids. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.
- Eastop VF, 1973. Deductions from the present day host plants of aphids and related insects. In : Van E ed. *Insect/Plant Relationship*. Oxford : Blackwell Press. 157 – 178.
- Eastop VF, 1986. Aphid-plant associations. In : Stone AR, Hawksworth DL eds. *Coevolution and Systematics*. Oxford : Clarendon Press. 35 – 54.
- Eisenbach J, Mittler TE, 1987. Extra-nuclear inheritance in a sexually produced aphid : the ability to overcome host plant resistance by biotype hybrids of the green bug, *Schizaphis graminum*. *Experientia*, 43 : 332 – 334.
- Favret C, Voegtlin DJ, 2004. Speciation by host-switching in pinyon *Cinara* (Insecta : Hemiptera : Aphididae). *Mol. Phylogen. Evol.*, 32 : 139 – 151.
- Feder JL, Chilcote CA, Bush GL, 1988. Genetic differentiation between sympatric host races of *Rhagoletis pomonella*. *Nature*, 336 : 61 – 64.
- Figueroa CC, Sabater-Munoz B, Rispe C, Prunier-Leterme N, Fuentes-Contreras E, Simon JC, Tagu D, 2005. Annotated expressed sequence tags from the aphid *Myzus persicae* : A utility for studies on insect-plant relationships and insecticide resistance. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.
- Foster WA, 2002. Soldier aphids go cuckoo. *Trends Ecol. Evol.*, 17(5) : 199 – 200.
- Fuentes-Contreras E, Basoalto E, Muñoz C, Gaete-Eastman C, Peralta G, Carrasco C, 2004. Population dynamics and natural enemies of the tobacco aphid (*Myzus nicotianae* Blackman) in central Chile. In : Simon JC, Dedyryer CA, Hullé M, Rispe C eds. *Aphids in a New Millennium*. Paris : INRA. 293 – 298.
- Gauthier JP, Legeai F, Simon JC, Tagu D, 2005. Aphidbase, an aphid genomic database under construction. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.
- Ghanim M, Sherman A, 2005. The construction of a DNA microarray chip for the green peach aphid *Myzus persicae*. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.
- Harrington R, Verrier P, Denholm C, Hullé M, Maurice D, Bell N, Knight J, Rounsevell M, 2004. EXAMINE (Exploitation of Aphid Monitoring in Europe) : an European thematic network for the study of global change impacts on aphids. In : Simon JC, Dedyryer CA, Hullé M, Rispe C eds. *Aphids in a New Millennium*. Paris : INRA. 45 – 50.
- Hawthorne DJ, Via S, 2001. Genetic linkage of ecological specialization and reproductive isolation in pea aphids. *Nature*, 412 : 904 – 907.
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, de Waard JR, 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B : Biol. Sci.*, 270 : 313 – 321.
- Hebert PDN, Penton EH, Burns JM, Janze DH, Hallwachs W, 2004. Ten species in one : DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101 : 14 812 – 14 817.
- Heie OE, 1967. Studies on fossil aphids (Homoptera : Aphidoidea). *Spolia Zoologica Musei Hauniensis* 26, Copenhagen. 1 – 273.
- Heie OE, 1987. Paleontology and phylogeny. In : Minks AK, Harrewijn P eds. *Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control*. Amsterdam : Elsevier Press. 367 – 391.
- Heie OE, 1999. Aphids of the Past (Hemiptera, Sternorrhyncha). *Proc. First Int. Palaeontomol. Conf., Moscow*. 49 – 55.
- Hopkins GW, Thacker JI, 2004. The conservation biology of aphids : the importance of host plant range. In : Simon JC, Dedyryer CA, Hullé M, Rispe C eds. *Aphids in a New Millennium*. Paris : INRA. 51 – 55.
- Ishikawa H, 2004. Aphid symbiosis as viewed from a symbiont's genome. In : Simon JC, Dedyryer CA, Hullé M, Rispe C eds. *Aphids in a New Millennium*. Paris : INRA. 391 – 396.
- James DE, Teulon DAJ, Stufkens MAW, 2005. AphidWatch.com – Internet-based records of aphid flights in New Zealand. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.

- Jensen AS, 1997. Redefinition of the aphid genus *Sitobion* Mordvilko (Hemiptera: Aphididae) based on cladistic analyses, with emphasis on North American species. *Syst. Entomol.*, 22(4): 333–344.
- Knabe S, Dixon AFG, 2004. Symbionts and host specificity in aphids. In: Simon JC, Dedyryer CA, Hullé M, Risper C eds. Aphids in a New Millennium. Paris: INRA. 457–462.
- Koga R, Sakurai M, Tsuchida T, Fukatsu T, 2005. Infection dynamics of the secondary endosymbiotic bacterium during the development course of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.
- Kutsukake M, Shibao H, Lee JM, Fukatsu T, 2004. Soldier-specific genes expressed in the second instar sterile soldier of *Tuberaphis styraci*. In: Simon JC, Dedyryer CA, Hullé M, Risper C eds. Aphids in a New Millennium. Paris: INRA. 233–237.
- Larson KC, 1998. The impact of two gall-forming arthropods on the photosynthetic rates of their hosts. *Oecologia*, 115: 161–166.
- Lukasik I, Leszczynski B, Dixon AFG, 2004. Changes in bird cherry-oat aphid metabolism while occurring on primary host. In: Simon JC, Dedyryer CA, Hullé M, Risper C eds. Aphids in a New Millennium. Paris: INRA. 463–470.
- 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, 1986. Morphological adaptation to host plants in *Uroleucon* (Homoptera: Aphididae). *Evolution*, 40(5): 1044–1050.
- Moran NA, 1992. The evolution of aphid life cycles. *Annu. Rev. Entomol.*, 37: 321–348.
- 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., Ser. B: Biol. Sci.*, 253: 167–171.
- Moran NA, 1989. A 48-million-year-old aphid-host plant association and complex life cycle: biogeographic evidence. *Science*, 245: 173–175.
- Munson MA, Baumann P, Kinsey MG, 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: 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, Ishikawa H, 1999. Provision of riboflavin to the host aphid, *Acyrtosiphon pisum*, by endosymbiotic bacteria, *Buchnera*. *J. Insect Physiol.*, 45: 1–6.
- Nakabachi A, Shigenobu S, Sakazume N, Shiraki T, Hayashizaki Y, Caminci 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.
- Normark BB, 2000. Molecular systematics and evolution of the aphid family Lachnidae. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 14(1): 131–140.
- O'Neil RJ, Voeglin D, Steffey KL, O'Neal M, Heimpel G, Ragsdale D, Hopper K, Hoelmer K, Mahr D, Gratton C, Cullen E, Landis D, Difonzo C, 2005. Importation biological control of the soybean aphid in the USA. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.
- Ortiz-Rivas B, Moya A, Martinez-Torres D, 2004. Molecular systematics of aphids (Homoptera: Aphididae): new insights from the long wavelength opsin gene. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 30: 24–37.
- Ortiz-Rivas B, Moya A, Martinez-Torres D, 2005. New advances in molecular phylogenetics of aphids from combined analysis of mitochondrial and nuclear genes. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.
- Pearson H, 2004. DNA barcodes tag species. *Nature online*: 27 September 2004; doi: 10.1038.
- Perez-Brocal V, Gil R, Moya A, Latorre A, 2005. Relevant features of the smallest bacterial genome belonging to *Buchnera aphidicola* from *Cinara cedri*. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.
- Pike N, Foster W, 2004. Fortress repair in the social aphid species *Pemphigus spyrothecae*. *Anim. Behav.*, 67: 909–914.
- Powell G, Tosh CR, Hardie J, 2006. Host plant selection by aphids: behavioral, evolutionary, and applied perspectives. *Annu. Rev. Entomol.*, 51: 309–330.
- Qiao GX, 1996. Studies on the phylogeny of Hormaphididae, Thelaxidae, Chaitophoridae and Greenideidae etc. 7 families Vol. 1. PhD Thesis, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing. Part 1: 1–260. [乔格侠, 1996. 扁蚜科、群蚜科、毛蚜科及毛管蚜科等七科系统发育研究, 第一分册. 中国科学院动物研究所博士学位论文. 1–260]
- Qiao GX, Qu YH, Zhang GX, Lei FM, 2003. Geographical distribution of the Genus *Tuberculatus* in China (Aphididae, Myzocallidinae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 28(2): 210–220. [乔格侠, 屈延华, 张广学, 雷富民, 2003. 中国刺棘斑蚜属(蚜科, 角斑蚜亚科)地理分布格局研究. 动物分类学报, 28(2): 210–220]
- Qiao GX, Zhang GX, 2004. Preliminary study of aphid diversity in China: taxonomic and geographic variation. In: Simon JC, Dedyryer CA, Hullé M, Risper C eds. Aphids in a New Millennium. Paris: INRA. 139–146.
- Remaudière G, Remaudière M, 1997. Catalogue des Aphididae du Monde. Versailles: INRA Editions. 1–473.
- Sabater-Munoz B, Hidalgo NP, Latorre A, Castanera P, Footitt R, von Dohlen C, 2005. DNA Barcodes: a useful character to assist in identification of aphid species in the new millennium. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.
- Setzer R, 1980. Intergall migration in the aphid genus *Pemphigus*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 73: 327–331.
- Shaposhnikov, GK, 1979. Oligomerization, polymerization and organization of morphological structures in the evolution of aphids (Homoptera, Aphidinea). *Ent. Obozr.*, 58(4): 718–741.
- Shibao H, Lee JM, Kutsukake M, Fukatsu T, 2003. Aphid soldier differentiation: density acts on both embryos and newborn nymphs. *Naturwissenschaften*, 90: 501–504.
- Shigenobu S, Watanabe H, Hattori M, Sakaki Y, Ishikawa H, 2000. Genome sequence of the endocellular symbiont of aphids *Buchnera* sp. APS. *Nature*, 407: 81–86.

- Stern DL, 1995. Phylogenetic evidence that aphids, rather than plants, determine gall morphology. *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci.*, 260: 85–89.
- Stern DL, 1998. Phylogeny of the tribe Cerataphidini (Homaphididae: Aphidoidea) and the evolution of the horned soldier aphids. *Evolution*, 52: 155–165.
- Stern DL, Foster WA, 1996. The evolution of soldiers in aphids. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 71: 27–79.
- Stone GN, Schönrogge K, 2003. The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends Ecol. Evol.*, 18(10): 512–522.
- Szelegiewicz H, 1968. Katalog Fauny Polski. Mszyce. Aphidoidea. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe. 316 pp.
- Tagu D, Prunier-Leterme N, Legeai F, Gauthier JP, Duclert A, Sabater-Munoz B, Bonhomme J, Simon JC, 2004. Annotated expressed sequence tags for studies of the regulation of reproductive modes in aphids. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 34: 809–822.
- Thieme T, Dixon AFG, 2005. Impact of long-term cultivation on the biology of aphids: evidence for domestication. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.
- Tjallingii WF, 2004. What is a host plant? Aphid-plant interactions in three *Vicia faba* exploiting aphids. In: Simon JC, Dedyver CA, Hullé M, Risper C eds. Aphids in a New Millennium. Paris: INRA. 513–519.
- Trionnaire GL, Sabater-Munoz B, Benedetto A, Bonhomme J, Leterme N, Callaini G, Riparbelli MG, Jaubert S, Martinez-Torres D, Cortes T, Simon JC, Tagu D, 2005. Molecular basis of reproductive polyphenism in the pea aphid. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.
- Tsuchida T, Koga R, Fukatsu T, 2005. Host plant specialization governed by facultative endosymbiont. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.
- Via S, 1999. Reproductive isolation between sympatric races of pea aphids. I. Gene flow restriction and habitat choice. *Evolution*, 53: 1446–1457.
- Via S, Hawthorne DJ, 2002. The genetic architecture of ecological specialization: correlated gene effects on host use and habitat choice in pea aphids. *Am. Nat.*, 159: S76–S88.
- Voegtlin D, Lagos D, Onstad D, 2005. Monitoring the distribution and biology of the soybean aphid using suction trap. Presentation in '7th International Symposium on Aphids' in Fremantle, Australia.
- von Dohlen CD, Kurosu U, Aoki S, 2002. Phylogenetics and evolution of the eastern Asian-eastern North American disjunct aphid tribe, Homaphidini (Hemiptera: Aphididae). *Mol. Phylogen. Evol.*, 23: 257–267.
- 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.
- von Dohlen CD, Rowe CA, Heie OE, 2006. A test of morphological hypotheses for tribal and subtribal relationships of Aphidinae (Insecta: Hemiptera: Aphididae) using DNA sequences. *Mol. Phylogen. Evol.*, 38: 316–329.
- Withgott JH, Abbot DK, Moran NA, 1997. Maternal death relaxes developmental inhibition in nymphal aphid defenders. *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci.*, 264: 1197–1202.
- Wool D, 2004. Galling aphids: specialization, biological complexity, and variation. *Annu. Rev. Entomol.*, 49: 175–192.
- Zhang HC, Qiao GX, 2006. Application of gene sequences in molecular phylogenetic study on Aphididae (Hemiptera). *Acta Entomol. Sin.*, 49(3): 521–527. [张合彩, 乔格侠, 2006. 基因序列在蚜虫分子系统发育研究中的应用. 昆虫学报, 49(3): 521–527]
- Zhang GX, Chen XL, 1999a. Studies on the phylogeny and host plant association of Lachnidae (Homoptera: Aphidinea). *Entomol. Sin.*, 6(3): 193–208.
- Zhang GX, Chen XL, 1999b. Study on the phylogeny of Pemphigidae (Homoptera: Aphidinea). *Acta Entomol. Sin.*, 42(2): 176–183.
- Zhang GX, Qiao GX, Zhong TS, Zhang WY, 1999. Fauna Sinica Insecta Vol. 14. Homoptera: Mindaridae and Pemphigidae. Beijing: Science Press. 1–380. [张广学, 乔格侠, 钟铁森, 张万玉, 1999. 中国动物志 昆虫纲 第十四卷 同翅目: 纤蚜科和瘦绵蚜科. 北京: 科学出版社. 1–380]
- Zhang GX, Zhong TS, 1983. Economic Insect Fauna of China. Fasc. 25. Homoptera: Aphidinea, Part 1. Beijing: Science Press. 1–387. [张广学, 钟铁森, 1983. 中国经济昆虫志 第二十五册: 同翅目 蚜虫类(一). 北京: 科学出版社. 1–387]

(责任编辑: 袁德成)