



蚜虫共生细菌 *Serratia symbiotica* 的多样性 及其与宿主互作的研究进展

李 浩, 蔡丽群, 牟 谦, 张右文, 李浩森*, 庞 虹

(中山大学生态学院, 广东深圳 518107)

摘要: *Serratia symbiotica* 是一种蚜虫的重要共生细菌。其与宿主的互作可归为自由生活、兼性共生与专性共生 3 种模式, 因此可作为研究细菌与昆虫互作进化机制的重要模型。本文总结了有关 *S. symbiotica* 的株系分化、生活方式、与宿主互作及其作用机制的研究进展。不同株系的 *S. symbiotica* 在基因组特征、宿主分布、传播方式及宿主影响上存在较大差异, 这为理解昆虫共生菌的多样性及其与宿主的共进化提供了新视角。

关键词: *Serratia symbiotica*; 蚜虫; 宿主互作; 共生

中图分类号: Q968.1;

文献标识码: A

Research progress on the diversity and host interaction of an aphid symbiont, *Serratia symbiotica*

LI Hao, CAI Li-Qun, MOU Qian, ZHANG You-Wen, LI Hao-Sen*, PANG Hong (School of Ecology, Sun Yat-sen University, Shenzhen 518107, Guangdong Province, China)

Abstract: *Serratia symbiotica* is an essential symbiotic bacterium in aphids. Its interaction with hosts can be categorized into three modes: Free-living, Facultative symbiosis, and Obligate symbiosis, making it a significant model for studying the evolutionary mechanisms of bacterial-insect interactions. This article summarizes recent research progress on strain differentiation, lifestyle characteristics, host interaction mechanisms, and functional roles of *S. symbiotica*. Notable variations exist among different strains in genomic features, host distribution patterns, transmission modes, and host impacts, offering novel perspectives for understanding the diversity of insect symbionts and their co-evolution with hosts.

Key words: *Serratia symbiotica*; aphids; host interactions; symbiosis

昆虫作为地球陆地多样性最丰富的动物类群之一, 其体内蕴藏着包括细菌在内的多种微

基金项目: 国家重点研发项目(2023YFD1400600); 国家自然科学基金(32172472); 广东省科学院动物研究所开放基金(GIZ-KE202304)

作者简介: 李浩, 男, 硕士研究生, 研究方向为生态学, E-mail: lihao239@mail2.sysu.edu.cn

*通讯作者 Author for correspondence: 李浩森, 博士, 副教授, 研究方向为害虫综合防治、昆虫共生微生物多样性与互作, E-mail: lihaosen3@mail.sysu.edu.cn

收稿日期 Received: 2024-12-17; 修回日期 Revision received: 2025-03-11; 接受日期 Accepted: 2025-03-12

生物，在长期的演化过程中，这些微生物与昆虫之间形成了复杂多样的相互关系。在漫长的共同进化过程中，有部分细菌与昆虫宿主建立了共生关系。昆虫宿主为这些细菌提供营养和栖息环境，而细菌则在宿主的生长发育及营养代谢过程中发挥重要作用（Sanchez-Contreras and Vlisidou, 2008）。根据与宿主互作的紧密程度，这些细菌可以分为三类。一类是自由生活（Free-living）的细菌，该种细菌可以离开宿主而单独存活（Gupta and Nair, 2020）。一类是兼性（Facultative）共生菌或次级共生体，其与宿主的共生关系较为松散，宿主即使在失去这类细菌后仍能正常存活，这些细菌通常只在特定环境下为宿主提供益处（Gupta and Nair, 2020）。另一类是初级共生体或专性（Obligate）共生菌，与宿主形成了高度依赖的共生关系，宿主若失去这类细菌将无法生存或繁殖（Gupta and Nair, 2020）。

Serratia symbiotica，即沙雷氏共生菌，是蚜虫的一种重要共生菌。根据与蚜虫宿主的关系，*S. symbiotica* 可分为自由生活、兼性共生和专性共生三类，因而成为研究细菌与昆虫相互作用及其演化的重要模型。本文总结了有关 *S. symbiotica* 的株系分化和与宿主互作的研究进展。首先论述 *S. symbiotica* 株系的多样化和基因组特征。然后描述不同株系 *S. symbiotica* 的分布与传播机制。最后比较 *S. symbiotica* 对蚜虫宿主的多方面影响，包括对蚜虫生命史、营养代谢与合成的调控，以及在热胁迫、免疫和解毒等逆境条件下对宿主的影响。

1 株系的分化

S. symbiotica 是一种常见的蚜虫共生菌。最早在 1973 年，McLean *et al.* (1973) 与 Griffiths *et al.* (1973) 通过电子显微镜观察豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 的共生体时发现了这一类围绕在含菌体周围鞘细胞内的细菌（Griffiths and Beck, 1973, McLean and Houk, 1973）。基于 Buchner 定义的存在于含菌体细胞中的初级（primary）与次级（secondary）的共生细菌（Buchner, 1965），称这类细菌为次级共生菌（secondary (S) symbionts）（Griffiths and Beck, 1973, McLean and Houk, 1973）。Unterman *et al.* (1989) 对这类细菌的 16S rRNA 序列进行了测序研究，发现与肠杆菌科近缘（Unterman *et al.*, 1989）。这类细菌因最初在豌豆蚜中发现也被称为 PASS，意为“豌豆蚜的次级共生体”（pea aphid secondary symbiont）（Chen and Purcell, 1997）。通过 16S rRNA 序列分析，Sandström *et al.* (2001) 发现其中一种 S symbionts 相较于 *Buchnera* 及其他 S symbionts 存在一个特有的 *R250F* 基因，故使用该基因名的首字母 R 将这种细菌称为 R-type S symbionts（Sandström *et al.*, 2001）。基于 16S rRNAs 分子标记的亲缘关系分析，发现 *S. symbionts* 与肠道细菌属 (*Serratia*) 的亲缘关系较近（Fukatsu *et al.*, 2000, Sandström *et al.*, 2001）。2005 年，Moran 等人（2005）根据国际分类命名系统正式将其命名为 *Candidatus Serratia symbiotica*。

S. symbiotica 的株系可根据其生活方式分为 3 种类别，包括自由生活株系、兼性共生株系和专性共生株系。自由生活的 *S. symbiotica* 株系无法垂直传播，可以使用培养基分离培养。目前已报道的自由生活株系有 5 个，它们分别使用 863、868、TSA 与 LB 培养基从蚜虫体内分离获得（Sabri *et al.*, 2011, Grigorescu *et al.*, 2018, Perreau *et al.*, 2021, Du *et al.*, 2022）。

基于全基因组分子标记的进化树显示 *S. symbiotica* 的株系被划分成两个支系，其中所有自由生活株系均属于支系 A（Perreau *et al.*, 2021）。



图 1 基于全基因组的不同 *Serratia symbiotica* 株系进化树

Fig. 1 Whole genome-based phylogenetic tree of different *Serratia symbiotica* strains

注：进化树重建方法参考 Du *et al.* (2022)。使用 *Serratia marcescens* 株系 KS10 的基因组（NCBI 登录号：GCA_030291735.1）作为外群。所有节点的自展值均大于 99。Note: The phylogenetic tree was reconstructed following the method described by Du *et al.* (2022). The genome of *Serratia marcescens* strain KS10 (NCBI accession number: GCA_030291735.1) was used as the outgroup. All nodes exhibited bootstrap values greater than 99.

兼性共生的 *S. symbiotica* 株系与蚜虫的共生关系较自由生活的株系更为紧密（Manzano-Marín and Latorre, 2016a），但不是蚜虫生存必需的共生菌（Oliver *et al.*, 2010）。由于兼性共生的 *S. symbiotica* 与蚜虫宿主有多种方式的互作，因此有关该株系的研究较为丰富，其中以 Tucson 株系与豌豆蚜的互作研究为代表（Oliver *et al.*, 2003, Burke *et al.*, 2010, Lamelas *et al.*, 2011, Burke and Moran, 2011b, Attia *et al.*, 2022）。为探究兼性共生 *S. symbiotica* 株系的感染规律及其与宿主的互作，Tucson 株系感染的蚜虫血淋巴也被使用来创造新的株系，包括 5AR 与 LSR1-ss（Russell and Moran, 2006, Burke and Moran, 2011b）。所有兼性共生的 *S. symbiotica* 株系与自由生活株系相对近缘，均属于支系 A（Perreau *et al.*, 2021）。

专性共生的 *S. symbiotica* 株系与蚜虫共生关系最为紧密（Manzano-Marín and Latorre, 2016a）。研究表明，这类细菌与宿主及其主要共生体 *Buchnera* 形成了复杂的功能互补关系，被定义为“共专性”（co-obligate）（Lamelas *et al.*, 2011, Manzano-Marín and Latorre, 2016a）。例如，专性共生株系 SCc 通过保留核苷酸合成、脂质转运和代谢相关基因，弥补了 *Buchnera* 基因组退化导致的代谢缺陷，从而建立与宿主建立相互依赖的代谢网络（Lamelas *et al.*, 2011）。系统发育分析揭示了专性共生株系分化为支系 A 和支系 B 两支（Perreau *et al.*, 2021）。此外，Pons *et al.* (2022) 通过系统发育分析在蚜虫科 3 个亚科的 58 个种中发现了若干可能为专性共生的 *S. symbiotica* 株系。

比较基因组研究发现，自由生活型 *S. symbiotica* 株系的基因组是所有类别中最大的

(Renoz *et al.*, 2021)。这些株系保留了许多自由生活细菌的基因组特征,如毒力因子、氨基酸和维生素合成通路、II型分泌系统(Type-II Secretion System)等(Renoz *et al.*, 2017, Renoz *et al.*, 2021)。但相比于自由生活的 *Serratia marcescens*, 自由生活的 *S. symbiotica* 株系存在假基因和移动元件的显著富集,说明它们的基因组在逐渐缩小(Renoz *et al.*, 2021)。此外,相比于专性生活的 *S. symbiotica* 株系,自由生活的 *S. symbiotica* 菌在保留V型分泌系统(Type-V Secretion System)的同时还保留了许多细菌中的关键毒力因子的III型分泌系统(Type-III Secretion System)(Puhar and Sansonetti, 2014),可能通过更多的分泌途径来干预宿主(Renoz *et al.*, 2022a)。兼性共生型株系的基因组相较于自由生活型株系更小,表现出更大程度的基因组衰减和假基因化(Burke and Moran, 2011a)。但兼性共生株系的基因组衰减程度一般低于专性共生型株系(Lamelas *et al.*, 2011)。在功能互作方面,兼性共生株系与宿主以及主要共生菌 *Buchnera* 之间存在多方面的代谢互补关系,例如基于基因组嘧啶、肽聚糖和核黄素相关合成基因的缺失与保留,推测兼性共生株系接受 *Buchnera* 合成的上游核苷来获取嘧啶,并可能接替 *Buchnera* 合成肽聚糖和核黄素(Lamelas *et al.*, 2011, Monnin *et al.*, 2020)。此外,兼性共生株系相比于专性共生株系保留了更完整的必需氨基酸合成途径(Manzano-Marín and Latorre, 2016a)。专性共生的 *S. symbiotica* 株系一般基因组衰减程度最大,表现出较高的假基因比例(Renoz *et al.*, 2022a)和较小的基因组大小(Manzano-Marín and Latorre, 2016a)。例外的是专性共生的 PI-LLN 株系有接近自由生活型株系的基因组大小(Renoz *et al.*, 2022a)。专性共生 *S. symbiotica* 株系保留了 *Buchnera* 缺失的核苷酸合成、脂质转运等功能相关基因,而缺失了氨基酸前体合成相关的基因,推测专性共生的株系对 *Buchnera* 提供的氨基酸前体具有绝对依赖性(Lamelas *et al.*, 2011)。专性共生的某些 *S. symbiotica* 株系保留了核黄素的合成功能,但这种功能仅限于专性共生的支系 A(Monnin *et al.*, 2020),这暗示了专性共生 *S. symbiotica* 株系在演化模式上的分化。值得关注的是专性共生株系 SCs,其基因组经历了广泛的假基因化,可能暗示了其已经历了持续的共生体替换,无法再为宿主的必须营养物质合成做出贡献(Manzano-Marín *et al.*, 2018)。从自由生活型到专性共生型, *S. symbiotica* 表现出逐步加深的基因组衰减与功能整合,这种基因组进化特征能反映出 *S. symbiotica* 与蚜虫宿主的关系从松散到紧密的变化。

2 在宿主中的分布与传播

自由共生的 *S. symbiotica* 株系均存在于常蚜亚科 Aphidinae,一般都分布于宿主肠道(Renoz *et al.*, 2015, Renoz *et al.*, 2017, Pons *et al.*, 2019c, Perreau *et al.*, 2021, Pons *et al.*, 2022)。CWBI-2.3^T株系还分布于唾液腺和口器(Skaljac *et al.*, 2018, Skaljac *et al.*, 2019)。自由生活的 *S. symbiotica* 株系的传播途径主要为水平传播。例如 CWBI-2.3^T株系可以在被感染宿主的蜜露中被检测到,同时未感染蚜虫在投入受感染蚜虫后发生了感染,暗示了其可通过宿主的蜜露实现传播(Pons *et al.*, 2019c)。同时,在受感染宿主取食过的植物中检测到高载量的 CWBI-2.3^T,且未受感染的蚜虫取食这些植物后感染了 CWBI-2.3^T,说明 CWBI-2.3^T

株系还可以通过植物作为媒介进行传播 (Skaljac *et al.*, 2019, Pons *et al.*, 2019b)。除了蚜虫蜜露和植物外,瓢虫取食携带 SsMj 株系的蚜虫后,其排出的粪便中可检测到 SsMj,而这些粪便可以重新感染蚜虫,说明 SsMj 株系还能进入偏好食蚜瓢虫的肠道,并借助瓢虫粪便传播 (Du *et al.*, 2023)。此外,在向蚜虫注射 HB1 与 CWBI-2.3^T 株系的菌液后,在蚜虫早期胚胎中可检测到 HB1,但感染的胚胎不能正常发育 (Perreau *et al.*, 2021)。

兼性共生的 *S. symbiotica* 株系存在于常蚜亚科,并主要分布于宿主的鞘细胞与含菌体细胞中 (Fukatsu *et al.*, 2000, Moran *et al.*, 2005, Pons *et al.*, 2022)。Tucson 株系还分布于肠道和卵巢 (Perreau *et al.*, 2021)。*Buchnera* 通过含菌体细胞特异性胞吐作用实现垂直传播,而 IS 株系也会随着囊胚后部细胞质内吞 *Buchnera* 时进入胚胎,说明 IS 株系可能利用 *Buchnera* 的传播机制实现自身的垂直传播 (Koga *et al.*, 2012)。

专性共生的 *S. symbiotica* 株系分布在常蚜亚科、大蚜亚科 Lachninae 与毛蚜亚科 Chaitophorinae。专性共生的 *S. symbiotica* 株系通常集中于宿主含菌体细胞中 (Manzano-Marín *et al.*, 2017, Monnin *et al.*, 2020, Pons *et al.*, 2022)。其中,PI-LLN 株系不仅存在于含菌体细胞,还分布于宿主的肠道、血淋巴、输卵管和鞘细胞 (Renoz *et al.*, 2022a, Renoz *et al.*, 2022b)。专性共生的株系以垂直传播的方式在宿主中世代传递 (Renoz *et al.*, 2022b)。

S. symbiotica 不仅存在于蚜虫,在其他昆虫中也有发现。例如在粉蚧中发现了 *S. symbiotica* UESS2016 (Scrascia *et al.*, 2016),在木虱、棉铃夜蛾与蚂蚁中也分别检测到蚜虫的 *S. symbiotica* (Sirviö and Pamilo, 2010, Nakabachi *et al.*, 2022, Sheibani *et al.*, 2023)。

不同 *S. symbiotica* 株系在分布和传播方式上的差异反映了它们与宿主不同程度的共生关系,自由生活的 *S. symbiotica* 株系只能在肠道及其周围区域存在,CWBI-2.3^T 与 HB1 株系虽然可侵入早期胚胎但无法使蚜虫胚胎存活。相比之下兼性共生的 *S. symbiotica* 与专性共生的 *S. symbiotica* 可以分布于蚜虫宿主的含菌体细胞及周围,可以随宿主垂直传播,展现出与宿主更加深入的绑定关系。从自由生活、兼性共生到专性共生 *S. symbiotica* 存在的多样化适应路径,为研究共生菌在宿主体内的定位与功能提供了丰富的参考。

3 对宿主的影响

自由生活的 *S. symbiotica* 株系通常对宿主适合度有负面影响。HB1 和 CWBI-2.3^T 株系注射后显著降低了蚜虫宿主的存活率,并抑制宿主胚胎发育 (Perreau *et al.*, 2021)。被 CWBI-2.3^T 感染后,宿主的产卵量减少 (Pons *et al.*, 2019a),而 24.1 和 Apa8A1 感染后导致宿主繁殖时间缩短、寿命减少及成虫体重降低 (Pons *et al.*, 2019c)。相比之下,兼性共生的 IS 株系对宿主存活率的影响较小,甚至可以在 *Buchnera* 缺失的情况下部分维持宿主的生长与繁殖 (Koga *et al.*, 2003, Koga *et al.*, 2007)。然而,不同兼性共生株系对宿主的影响具有差异性,例如 5AR 株系在无逆境下显著降低宿主的发育、繁殖及体型 (Tougeron *et al.*, 2023),而某些未命名的兼性共生株系则在感染宿主后能增加蚜虫宿主体重和繁殖力 (Zhou *et al.*, 2021, Kang *et al.*, 2022, Wang *et al.*, 2024)。专性共生的 *S. symbiotica* 株系则与宿主更加

深入绑定，一旦宿主失去专性菌株，将无法存活（Monnin *et al.*, 2020）。自由生活、兼性共生与专性共生的 *S. symbiotica* 株系在宿主适合度影响上展现出由负面到依赖的渐变特征，反映出其与宿主间从松散关联到深度绑定的演化趋势。

S. symbiotica 的不同株系通过调节宿主代谢途径对营养合成产生多方面影响。兼性 Tucson 株系感染的蚜虫血淋巴表现出精氨酸与丝氨酸浓度增加，同时多种糖类含量降低（Burke *et al.*, 2010）。其他兼性株系通过调节脂肪酸合酶 I 的表达，显著影响宿主的脂肪酸合成（Zhou *et al.*, 2021），并受宿主 miR-3024/MRP4 路径调控维生素 B6（Shang *et al.*, 2024）。此外，部分自由生活的 CWBI-2.3^T 株系分泌的多种酶类与植物蛋白消化相关，可能增强宿主对植物的营养利用（Skaljac *et al.*, 2019）。*S. symbiotica* 在营养合成方面的影响随株系共生类型演化呈现差异，自由生活株系通过分泌的途径介导宿主营养，兼性株系通过部分营养合成通路实现对宿主代谢的调控，而专性共生株系更是在基因组层面与宿主协调，体现出从自主合成到协同依赖的演化趋势。

S. symbiotica 在宿主的高温适应、捕食者抵抗及免疫与解毒方面具有显著影响。在高温适应方面，兼性 Tucson 和 5AR 株系保护宿主免受高温胁迫的影响（Burke *et al.*, 2010），相比于不含 *S. symbiotica* 宿主，5AR 株系感染的蚜虫在高温胁迫下展现了更高的发育速度、产卵量与存活率（Russell and Moran, 2006）。有研究发现兼性共生 *S. symbiotica* 通过保护 *Buchnera* 的 DNA 修复及其编码的 *ibpA* 蛋白表达，提高宿主对热胁迫的耐受能力（Ling *et al.*, 2024）。野外研究显示，感染兼性共生 *S. symbiotica* 株系的蚜虫比例在高温环境中显著增加（Pons *et al.*, 2022），反映了其适应性优势。捕食者抵抗方面，兼性 Tucson 和其他株系减少了寄生蜂的寿命、产卵数及捕食趋向性（Oliver *et al.*, 2003, Attia *et al.*, 2022）。此外，兼性 *S. symbiotica* 可通过调节植物内源性防御分子（如茉莉酸和水杨酸）及活性氧积累，间接影响宿主的取食条件（Wang *et al.*, 2020）。在免疫与解毒方面，自由生活株系 CWBI-2.3^T 感染的宿主对杀虫剂的敏感性增加，感染 CWBI-2.3^T 的蚜虫在相同条件下取食含杀虫剂的食物后，死亡率显著增加（Skaljac *et al.*, 2018）。但感染 CWBI-2.3^T 的蚜虫宿主相较于未感染的蚜虫，在感染 *Zoophthora occidentalis* 后存活率并未显著下降，说明 CWBI-2.3^T 一定程度上为蚜虫宿主提供针对昆虫病原真菌 *Z. occidentalis* 的保护（Pons *et al.*, 2019a）。*S. symbiotica* 在宿主高温适应、捕食者抵抗及免疫与解毒中的多样化作用体现了 *S. symbiotica* 自由生活株系、兼性共生株系到专性共生株系的逐步协同进化，反映出其通过代谢调控、环境适应及生态互动增强宿主生存能力的适应性策略。

4 研究展望

S. symbiotica 的株系分化及其与蚜虫宿主互作方式的差异，反映出它们从自由生活到兼性/专性共生的转变的演化过程。揭示 *S. symbiotica* 与蚜虫互作的机制，将有助理解共生细菌的多样化及其与昆虫共进化的现象。后续利用多组学和分子生物学的研究手段，可进一步探讨 *S. symbiotica* 与宿主互作的分子机制，例如通过基因编辑技术探究 *S. symbiotica* 关键基

因的功能。通过比较 *S. symbiotica* 不同株系对温度、营养、天敌胁迫等条件变化的响应,可进一步探讨 *S. symbiotica* 生活方式演变的生态学意义,例如探究 *S. symbiotica* 不同株系对植物-蚜虫-食蚜瓢虫三级营养关系互作的影响。此外,利用 *S. symbiotica* 可被抗生素消除和特定株系可分离培养的特性,可尝试探讨对 *S. symbiotica* 干预而实现害虫控制的可能性。

参考文献 (References)

- Attia S, Renoz F, Pons I, *et al.* The aphid facultative symbiont *Serratia symbiotica* influences the foraging behaviors and the life-history traits of the parasitoid *Aphidius ervi* [J]. *Entomologia Generalis*, 2022, 42 (1): 21-33.
- Buchner P. Endosymbiosis of animals with plant microorganisms [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1965.
- Burke G, Fiehn O, Moran N. Effects of facultative symbionts and heat stress on the metabolome of pea aphids [J]. *The ISME Journal*, 2010, 4 (2): 242-52.
- Burke GR, Moran NA. Massive genomic decay in *Serratia symbiotica*, a recently evolved symbiont of aphids [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2011a, 3: 195-208.
- Burke GR, Moran NA. Responses of the pea aphid transcriptome to infection by facultative symbionts [J]. *Insect Molecular Biology*, 2011b, 20 (3): 357-65.
- Chen DQ, Purcell AH. Occurrence and transmission of facultative endosymbionts in aphids [J]. *Current Microbiology*, 1997, 34 (4): 220-225.
- Du XY, Zhang PF, Gong SR, *et al.* Discovery of a novel circulation route of free-living *Serratia symbiotica* mediated by predatory ladybird beetles [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2023, 99 (11): fiad133.
- Du XY, Yang HY, Gong SR, *et al.* Aphidophagous ladybird beetles adapt to an aphid symbiont [J]. *Functional Ecology*, 2022, 36 (10): 2593-604.
- Fukatsu T, Nikoh N, Kawai R, *et al.* The secondary endosymbiotic bacterium of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Insecta: Homoptera) [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66 (7): 2748-2758.
- Griffiths GW, Beck SD. Intracellular symbiotes of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1973, 19 (1): 75-84.
- Grigorescu AS, Renoz F, Sabri A, *et al.* Accessing the hidden microbial diversity of aphids: An illustration of how culture-dependent methods can be used to decipher the insect microbiota [J]. *Microbial Ecology*, 2018, 75 (4): 1035-1048.
- Gupta A, Nair S. Dynamics of insect-microbiome interaction influence host and microbial symbiont [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 1357.
- Kang Z-W, Zhang M, Cao H-H, *et al.* Facultative endosymbiont *Serratia symbiotica* inhibits the apterization of pea aphid to enhance its spread [J]. *Microbiology Spectrum*, 2022, 10.
- Koga R, Meng XY, Tsuchida T, *et al.* Cellular mechanism for selective vertical transmission of an obligate insect symbiont at the bacteriocyte-embryo interface [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109 (20): E1230-E7.
- Koga R, Tsuchida T, Fukatsu T. Changing partners in an obligate symbiosis: A facultative endosymbiont can compensate for loss of the essential endosymbiont *Buchnera* in an aphid [J]. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 2003, 270: 2543-50.
- Koga R, Tsuchida T, Sakurai M, *et al.* Selective elimination of aphid endosymbionts: Effects of antibiotic dose and host genotype, and fitness consequences [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 60 (2): 229-239.
- Lamelas A, Gosalbes MJ, Manzano-Marín A, *et al.* *Serratia symbiotica* from the aphid *Cinara cedri*: A missing link from facultative to obligate insect endosymbiont [J]. *PLoS Genetics*, 2011, 7 (11): e1002357.
- Ling X, Guo H, Di J, *et al.* A complete DNA repair system assembled by two endosymbionts restores heat tolerance of the insect host [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2024, 121 (51): e2415651121.
- Manzano-Marín A, Coeur d'acier A, Clamens AL, *et al.* A freeloader? The highly eroded yet large genome of the *Serratia symbiotica* symbiont of *Cinara strobil* [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2018, 10 (9): 2178-2189.
- Manzano-Marín A, Latorre A. Settling Down: The genome of *Serratia symbiotica* from the aphid *Cinara tujafilina* zooms in on the process of accommodation to a cooperative intracellular life [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2014, 6 (7): 1683-1698.
- Manzano-Marín A, Latorre A. Snapshots of a shrinking partner: Genome reduction in *Serratia symbiotica* [J]. *Scientific Reports*, 2016a, 6 (1): 32590.
- Manzano-Marín A, Simon JC, Latorre A. Reinventing the wheel and making it round again: Evolutionary convergence in *Buchnera-Serratia* symbiotic consortia between the distantly related Lachninae aphids *Tuberolachnus salignus* and *Cinara cedri* [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2016b, 8 (5): 1440-1458.
- Manzano-Marín A, Szabó G, Simon JC, *et al.* Happens in the best of subfamilies: Establishment and repeated replacements of co-obligate

- secondary endosymbionts within Lachninae aphids [J]. *Environmental Microbiology*, 2017, 19 (1): 393-408.
- Martínez-Díaz V, Latorre A, Gil R. Seasonal changes in the endosymbiotic consortia of aphids from the genus *Cinara* [J]. *Microbes and Environments*, 2016, 31 (2): 137-144.
- McLean D, Houk E. Phase contrast and electron and microscopy of the mycetocytes and symbiotes of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* [J]. 1973.
- Meseguier AS, Manzano-Marín A, Coeur D'Acier A, *et al.* *Buchnera* has changed flatmate but the repeated replacement of co-obligate symbionts is not associated with the ecological expansions of their aphid hosts [J]. *Molecular Ecology*, 2017, 26 (8): 2363-2378.
- Monnin D, Jackson R, Kiers ET, *et al.* Parallel evolution in the integration of a co-obligate aphid symbiosis [J]. *Current Biology*, 2020, 30 (10): 1949-1957.
- Moran NA, Russell JA, Koga R, *et al.* Evolutionary relationships of three new species of *Enterobacteriaceae* living as symbionts of aphids and other insects [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71 (6): 3302-3310.
- Nakabachi A, Inoue H, Hirose Y. Microbiome analyses of 12 psyllid species of the family Psyllidae identified various bacteria including *Fukatsuia* and *Serratia symbiotica*, known as secondary symbionts of aphids [J]. *BMC Microbiology*, 2022, 22 (1): 15.
- Nikoh N, Koga R, Oshima K, *et al.* Genome sequence of “*Candidatus Serratia symbiotica*” strain IS, a facultative bacterial symbiont of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* [J]. *Microbiology Resource Announcements*, 2019, 8 (19): 10.1128/mra.00272-19.
- Oliver KM, Degnan PH, Burke GR, *et al.* Facultative symbionts in aphids and the horizontal transfer of ecologically important traits [J]. *Annual Review of Entomology*, 2010, 55: 247-266.
- Oliver KM, Russell JA, Moran NA, *et al.* Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2003, 100: 1803-1807.
- Perreau J, Patel DJ, Anderson H, *et al.* Vertical transmission at the pathogen-symbiont interface: *Serratia symbiotica* and aphids [J]. *Mbio*, 2021, 12 (2): 10.1128/mbio. 00359-21.
- Petersen LM, Tisa LS. Friend or foe? A review of the mechanisms that drive *Serratia* towards diverse lifestyles [J]. *Can J Microbiol*, 2013, 59 (9): 627-640.
- Pons I, Renoz F, Hance T. Fitness costs of the cultivable symbiont *Serratia symbiotica* and its phenotypic consequences to aphids in presence of environmental stressors [J]. *Evolutionary Ecology*, 2019a, 33 (6): 825-838.
- Pons I, Renoz F, Noël C, *et al.* Circulation of the cultivable symbiont *Serratia symbiotica* in aphids is mediated by plants [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019b, 10.
- Pons I, Renoz F, Noël C, *et al.* New insights into the nature of symbiotic associations in aphids: infection process, biological effects, and transmission mode of cultivable *Serratia symbiotica* bacteria [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2019c, 85 (10): e02445-18.
- Pons I, Scieur N, Dhondt L, *et al.* Pervasiveness of the symbiont *Serratia symbiotica* in the aphid natural environment: Distribution, diversity and evolution at a multitrophic level [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2022, 98 (1): 1-15.
- Puhar A, Sansonetti PJ. Type III secretion system [J]. *Current Biology*, 2014, 24 (17): R784-R791.
- Renoz F, Ambroise J, Bearzatto B, *et al.* The di-symbiotic systems in the aphids *Sipha maydis* and *Periphyllus lyropictus* provide a contrasting picture of recent co-obligate nutritional endosymbiosis in aphids [J]. *Microorganisms*, 2022a, 10 (7): 1360.
- Renoz F, Champagne A, Degand H, *et al.* Toward a better understanding of the mechanisms of symbiosis: A comprehensive proteome map of a nascent insect symbiont [J]. *PeerJ*, 2017, 5: e3291.
- Renoz F, Foray V, Ambroise J, *et al.* At the gate of mutualism: identification of genomic traits predisposing to insect-bacterial symbiosis in pathogenic strains of the aphid symbiont *Serratia symbiotica* [J]. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 2021, 11.
- Renoz F, Lopes MR, Gaget K, *et al.* Compartmentalized into bacteriocytes but highly invasive: The puzzling case of the co-obligate symbiont *Serratia symbiotica* in the aphid *Periphyllus lyropictus* [J]. *Microbiology Spectrum*, 2022b, 10 (3): e00457-22.
- Renoz F, Noël C, Errachid A, *et al.* Infection dynamic of symbiotic bacteria in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* gut and host immune response at the early steps in the infection process [J]. *PLoS ONE*, 2015, 10 (3): e0122099.
- Russell JA, Moran NA. Costs and benefits of symbiont infection in aphids: Variation among symbionts and across temperatures [J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2006, 273 (1586): 603-610.
- Sabri A, Leroy P, Haubruge E, *et al.* Isolation, pure culture and characterization of *Serratia symbiotica* sp. nov., the R-type of secondary endosymbiont of the black bean aphid *Aphis fabae* [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2011, 61 (9): 2081-2088.
- Sanchez-Contreras M, Vlisidou I. The diversity of insect-bacteria interactions and its applications for disease control [J]. *Biotechnology and Genetic Engineering Reviews*, 2008, 25 (1): 203-244.
- Sandström JP, Russell JA, White JP, *et al.* Independent origins and horizontal transfer of bacterial symbionts of aphids [J]. *Molecular Ecology*, 2001, 10 (1): 217-228.
- Scarscia M, Pazzani C, D'Addabbo P, *et al.* Does *Unaspis euonymi* (Comstock) (Hemiptera: Diaspididae) host *Serratia symbiotica* Moran (Bacteria: Enterobacteriaceae)? [J]. *Entomologia*, 2016, 47: 29-34.

- Shang F, Ding BY, Niu J, *et al.* microRNA maintains nutrient homeostasis in the symbiont-host interaction [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2024, 121 (36): e2406925121.
- Sheibani P, Jamshidi M, Khakvar R, *et al.* Genomic characterization of endosymbiotic bacteria associated with *Helicoverpa armigera* in Iran using Next-Generation Sequencing [J]. *Bioinformatics and Biology Insights*, 2023, 17: 11779322231195457.
- Sirviö A, Pamilo P. Multiple endosymbionts in populations of the ant *Formica cinerea* [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2010, 10: 1-12.
- Skaljac M, Kirfel P, Grotmann J, *et al.* Fitness costs of infection with *Serratia symbiotica* are associated with greater susceptibility to insecticides in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* [J]. *Pest Management Science*, 2018, 74 (8): 1829-1836.
- Skaljac M, Vogel H, Wielsch N, *et al.* Transmission of a protease-secreting bacterial symbiont among pea aphids via host plants [J]. *Frontiers in Physiology*, 2019, 10: 438.
- Tougeron K, Iltis C, Rampnoux E, *et al.* Still standing: The heat protection delivered by a facultative symbiont to its aphid host is resilient to repeated thermal stress [J]. *Current Research in Insect Science*, 2023, 3: 100061.
- Unterman BM, Baumann P, McLean DL. Pea aphid symbiont relationships established by analysis of 16S rRNAs [J]. *Journal of Bacteriology*, 1989, 171 (6): 2970-2974.
- Wang Q, Yuan E, Ling X, *et al.* An aphid facultative symbiont suppresses plant defence by manipulating aphid gene expression in salivary glands [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2020, 43 (9): 2311-2322.
- Wang ZW, Zhao J, Li GY, *et al.* The endosymbiont *Serratia symbiotica* improves aphid fitness by disrupting the predation strategy of ladybeetle larvae [J]. *Insect Science*, 2024.
- Zhou X, Ling X, Guo H, *et al.* *Serratia symbiotica* enhances fatty acid metabolism of pea aphid to promote host development [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22 (11): 5951.

附录：附表 1 不同 *Serratia symbiotica* 株系的所属支系、生活方式、在蚜虫中的分布、传播途径和对与宿主的影响，支系 A 和 B 的定义参考 Perreau *et al.* (2021)

详细数据见网络版增强出版材料附表 (<http://hjkcxb.alljournals.net/>)

附表 1 不同 *Serratia symbiotica* 株系的所属支系、生活方式、在蚜虫中的分布、传播途径和对与宿主的影响，支系 A 和 B 的定义参考 Perreau *et al.* (2021)

Appendix 1 Clade affiliation, lifestyle characteristics, distribution in aphids, transmission modes, and host impacts of different *Serratia symbiotica* strains. Clade A and B defined according to Perreau *et al.* (2021)

株系	支系/生活方式	最初报道宿主	基因组大小	分布	传播方式	对宿主影响	参考文献
Strain	Clade/lifestyle	Initially reported host	(Mb)	Distribution	Transmission route	Influence to host	Reference
Genome size							
CWBI-2.3 ^T	支系 A/自由生活 (Clade A/Free-living)	<i>Aphis fabae</i>	3.35	肠道、唾液腺、植物介导、粪口传播、蜜露传播 (Gut, salivary gland, mouthparts)	植物介导、粪口传播、蜜露传播 (Plant-mediated, fecal-oral transmission, honeydew transmission)	降低产卵数、存活率 (Reducing egg production, survival rate)	Sabri <i>et al.</i> , 2011, Pons <i>et al.</i> , 2019a, Pons <i>et al.</i> , 2019c, Perreau <i>et al.</i> , 2021
Apa8A1	支系 A/自由生活 (Clade A/Free-living)	<i>Aphis passeriniana</i>	3.41	肠道 (Gut)	-	降低产卵数、繁殖时间、寿命、成虫体重 (Reducing egg production, reproductive time, lifespan, and adult body weight)	Grigorescu <i>et al.</i> , 2018, Pons <i>et al.</i> , 2019c
HB1	支系 A/自由生活 (Clade A/Free-living)	<i>Aphis gossypii</i>	3.19	肠道 (Gut)	粪口传播 (Fecal-oral transmission)	降低存活率 (Reducing survival rate)	Perreau <i>et al.</i> , 2021
24.1	支系 A/自由生活 (Clade A/Free-living)	<i>Aphis fabae</i>	3.21	-	-	降低产卵数、繁殖时间、寿命、成虫体重 (Reducing egg production, reproductive time, lifespan, and adult body weight)	Pons <i>et al.</i> , 2019c, Renoz <i>et al.</i> , 2021
SsMj	支系 A/自由生活	<i>Megoura crassicauda</i>	3.58	肠道 (Gut)	植物介导、粪口传播、蜜-		Du <i>et al.</i> , 2022, Du <i>et al.</i> , 2023

	(Clade A/Free-living)			鞘细胞、卵巢、垂直传播 (Vertical transmission)	露传播、瓢虫粪便传播 (Plant-mediated, fecal-oral transmission, honeydew transmission, ladybird frass transmission)	
Tucson	支系 A/兼性共生 (Clade A/Facultative)	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	2.79	鞘细胞、卵巢、垂直传播 (Vertical transmission)	防御热激、降低被寄生率、宿主寿命 (Defense against heat shock; reducing parasitism rate; host lifespan)	Oliver <i>et al.</i> , 2003, Burke <i>et al.</i> , 2010, Burke and Moran, 2011a, Perreau <i>et al.</i> , 2021
IS	支系 A/兼性共生 (Clade A/Facultative)	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	2.82	含菌体细胞、鞘细胞、血淋巴 (Bacteriocyte, sheath cell, hemolymph)	防御热激、补偿 <i>Buchnera</i> 去除带来的影响 (Defense against heat shock; compensating for the effects of <i>Buchnera</i> removal)	Fukatsu <i>et al.</i> , 2000, Koga <i>et al.</i> , 2003, Koga <i>et al.</i> , 2012, Nikoh <i>et al.</i> , 2019
SCt-VLC	支系 A/专性共生 (Clade A/Obligate)	<i>Cinara tujaefilina</i>	2.49	含菌体细胞 (Bacteriocyte)	防御热激 (Defense against heat shock)	Manzano-Marín and Latorre, 2014, Martínez-Díaz <i>et al.</i> , 2016
AURT-53S	支系 A/专性共生 (Clade A/Obligate)	<i>Aphis urticae</i>	2.03	含菌体细胞 (Bacteriocyte)	-	Monnin <i>et al.</i> , 2020
MCAR-56S	支系 A/专性共生 (Clade A/Obligate)	<i>Microlophium carnosum</i>	2.17	含菌体细胞 (Bacteriocyte)	-	Monnin <i>et al.</i> , 2020
Sm Midelt	支系 A/专性共生 (Clade A/Obligate)	<i>Sipha maydis</i>	2.48	含菌体细胞 (Bacteriocyte)	-	Reno <i>et al.</i> , 2022a
PI-LLN	支系 A/专性共生	<i>Periphyllus lyropictus</i>	3.15	含菌体细胞、鞘-	-	Reno <i>et al.</i> , 2022a, Reno <i>et al.</i> , 2022b

	(Clade A/Obligate)			细胞、肠道、血 淋巴、输卵管 (Bacteriocyte, sheath cell, gut, hemolymph, oviduct)			
PLYR-94S	支系 A/专性共生 (Clade A/Obligate)	<i>Periphyllus lyropictus</i>	2.58	含菌体细胞	-	-	Monnin <i>et al.</i> , 2020
PERIS-14S	支系 A/专性共生 (Clade A/Obligate)	<i>Periphyllus aceris</i>	1.54	含菌体细胞	-	-	Monnin <i>et al.</i> , 2020
PCOLA-89S	支系 A/专性共生 (Clade A/Obligate)	<i>Periphyllus acericola</i>	1.66	含菌体细胞	-	-	Monnin <i>et al.</i> , 2020
Cinara cedri	支系 B/专性共生 (Clade B/Obligate)	<i>Cinara cedri</i>	1.76	含菌体细胞	垂直传播 (Vertical transmission)	替代 Buchnera 的部分营养合成作用 (Replacing partial nutritional synthesis functions of <i>Buchnera</i>)	Lamelas <i>et al.</i> , 2011, Petersen and Tisa, 2013
STs	支系 B/专性共生 (Clade B/Obligate)	<i>Tuberolachnus salignus</i>	0.65	含菌体细胞	-	-	Manzano-Marín <i>et al.</i> , 2016b
SeCifornacula	支系 B/专性共生 (Clade B/Obligate)	<i>Cinara fornacula</i>	1.16	含菌体细胞	-	-	Meseguer <i>et al.</i> , 2017, Pons <i>et al.</i> , 2022
SeCistrobi	支系 B/专性共生 (Clade B/Obligate)	<i>Cinara strobi</i>	2.43	含菌体细胞	-	-	Manzano-Marín <i>et al.</i> , 2018, Pons <i>et al.</i> , 2022
