

昆虫体内微生物多样性的 影响因素研究进展

魏晓莹, 郭晨亮, 褚 栋*

青岛农业大学植物医学学院, 山东省植物病虫害综合防控重点实验室, 山东 青岛 266109

摘要: 昆虫体内的微生物种类繁多, 在长期的协同进化中与其宿主昆虫形成了密切的共生关系。近年来, 随着分子生物学技术的快速发展与应用, 昆虫体内微生物多样性得到广泛的研究。本文综述了影响昆虫体内微生物多样性的各种因素。体内微生物多样性除与昆虫种类相关外, 还与昆虫自身因素(性别、发育龄期和种群)、生态因子(食物、温度、CO₂ 浓度和辐照)以及技术本身的局限性等方面密切相关。

关键词: 昆虫; 体内微生物; 多样性; 影响因素

Research progress on the factors influencing microbiota diversity in insect

WEI Xiaoying, GUO Chenliang, CHU Dong*

Key Laboratory of Integrated Crop Pest Management of Shandong Province, College of Plant Health and Medicine, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China

Abstract: There are a wide variety of microorganisms in insects, which form a close symbiotic relationship with its host insect in the long-term co-evolutionary process. In recent years, with the rapid development of molecular biology techniques, the diversity of microbes in insects has been gradually explored. The diversity of microbial communities in insects is not only closely related to the sex, developmental phases, and species, but also to food, temperature, CO₂ concentration, and irradiation. Limitations of research methods can also be a factor.

Key words: insect; microorganisms *in vivo*; diversity; influencing factors

昆虫是生物界中种类最丰富、数量最大的类群, 对农业生产和人类健康具有重大影响。昆虫体内微生物通过直接的方式影响宿主的生物学(Crotti *et al.*, 2012)。微生物不仅能为宿主昆虫提供营养物质、消化食物、解毒(Mason *et al.*, 2014; Mattila *et al.*, 2012; Warnecke *et al.*, 2007)及提高免疫活性(Engel & Moran, 2013)等功能外, 还影响宿主的生殖方式(Serbus *et al.*, 2008)、适合度(褚栋等, 2005; Guo *et al.*, 2017; Skaljac *et al.*, 2018)、运动行为(Schretter *et al.*, 2018)及抗药性(夏晓峰, 2014; Cheng *et al.*, 2017; Guo *et al.*, 2017; Xia *et al.*, 2013, 2018)。因此, 体内微生物多样性的研究对于了解宿主昆虫的生物学具有重要意义。

许多微生物很难被传统手段分离培养, 因而对微生物多样性的研究造成很大局限(Vaughan *et al.*, 2000), 且环境样品中只有1%左右可培养微生物(Amann *et al.*, 1995)。目前, 针对昆虫体内微生物多样性的检测方法除了传统的鉴定方法(刘玉升等, 2007)外, 分子生物学方法已广泛应用。向候君等(2018)已对昆虫内共生菌的各种鉴定方法进行了详细论述, 本文不再对此进行介绍。本文在基于昆虫体内微生物多样性概况的基础上重点介绍影响体内微生物多样性的各种因素。

1 昆虫体内微生物多样性分析概况

目前, 昆虫体内微生物多样性的研究多以肠道

收稿日期(Received): 2019-01-27 接受日期(Accepted): 2019-04-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(31572064); 泰山学者青年专家计划(tsqn20161040)

作者简介: 魏晓莹, 女, 硕士研究生。研究方向: 农业有害生物检疫与生物入侵。E-mail: weixiaoying365626@163.com

* 通信作者(Author for correspondence), E-mail: chinachudong@sina.com.cn

微生物多样性的研究为主,主要集中于鞘翅目、鳞翅目、双翅目、半翅目、膜翅目、脉翅目和直翅目等昆虫的肠道微生物。

1.1 优势菌门

当前研究表明,昆虫体内微生物的优势菌门以变形菌门或/和厚壁菌门为主。例如,鞘翅目的天牛 *Saperda vestita* Say (Schloss *et al.*, 2006), 鳞翅目的茶尺蠖 *Ectropis obliqua* Prout (靳亮等, 2013) 和稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) (刘小改等, 2016), 双翅目的地中海实蝇 *Ceratitis capitata* Wiedemann (Behar *et al.*, 2008)、沙蝇 *Lutzomyia longipalpis* (Lutz & Neiva) (Sant'Anna *et al.*, 2012)、柑橘大实蝇 *Bactrocera minax* (Enderlein) (Wang *et al.*, 2014) 和泽兰实蝇 *Procecidochares utilis* Stone (张某等, 2016), 半翅目的豌豆蚜 *Acythosiphon pisum* (Harris)、黑豆蚜 *Aphis fabae* Scopoli (Haynes *et al.*, 2003) 和点蜂缘蝽象 *Riptortus clavatus* Thunberg (Kikuchi *et al.*, 2007), 直翅目的沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Dillon & Charnley, 2002) 等昆虫的肠道优势菌门仅为变形菌门。对半翅目的烟粉虱 *Bemisia tabaci* Gennadius 隐种 MEAM1 与 MED (Lv *et al.*, 2018; Su *et al.*, 2016)、扶桑绵粉蚧 *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (王震杰, 2014)、小贯小绿叶蝉 *Empoasca onukii* Matsuda (毛迎新等, 2018) 和脉翅目的中华通草蛉 *Chrysoperla sinica* (Tjeder) (赵辉等, 2017) 等成虫的整体分析, 发现这些昆虫体内的优势菌门也仅为变形菌门。此外, 鞘翅目的五月鳃金龟 *Melolontha melolontha* (L.) (Egert *et al.*, 2005), 鳞翅目的豆天蛾 *Clanis bilineata* *tsingtauica* Mell (吕飞和刘玉升, 2009) 等昆虫的肠道优势菌门仅为厚壁菌门。然而, 鞘翅目的暗黑鳃金龟 *Holotrichia parallela* Motschulsky (Huang & Zhang, 2013)、膜翅目的中华蜜蜂 *Apis cerana cerana* Fabricius (张义强, 2013)、鳞翅目的舞毒蛾 *Lymantria dispar* (L.) (Broderick *et al.*, 2004)、棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Xiang *et al.*, 2006)、小菜蛾 *Plutella xylostella* L. (夏晓峰, 2014)、贡嘎蝠蛾 *Hepialus gonggaensis* (Fu et Huang) (刘莉等, 2008)、栎黄掌舟蛾 *Phalera assimilis* (Bremer et Grey) (文竹等, 2015)、马铃薯块茎蛾 *Phthorimaea operculella* (Zeller) (郑亚强等, 2017) 和美国白蛾 *Hyphantria cunea* Drury (魏丹峰等, 2017) 以及双翅目的 11 种

果蝇 *Drosophila* spp. (Wong *et al.*, 2013) 的肠道优势菌都以变形菌门和厚壁菌门为主。

一些昆虫肠道优势菌门除了变形菌门或/和厚壁菌门外, 还有其他优势菌门, 如放线菌门或/和拟杆菌门。例如, 鳞翅目的稻纵卷叶螟 (刘小改等, 2016) 和棉铃虫 (Ranjith *et al.*, 2016) 的肠道优势菌门除变形菌门或/和厚壁菌门外, 主要还有放线菌门; 双翅目的家蝇 *Musca domestica* L. (Gupta *et al.*, 2012) 和南亚实蝇 *Bactrocera tau* (Walker) (骆米娟, 2016)、直翅目的蟋蟀 Gryllidae (张科等, 2017) 等昆虫的肠道优势菌门除含有变形菌门和厚壁菌门外, 主要还有拟杆菌门; 鞘翅目的光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) 肠道优势菌门除含有变形菌门和厚壁菌门外, 还有放线菌门和拟杆菌门 (Schloss *et al.*, 2006)。

由上述可知, 同一个目的昆虫其体内微生物的优势菌门也有可能不同。例如: (1) 鞘翅目的天牛、五月鳃金龟、暗黑鳃金龟和光肩星天牛, 除五月鳃金龟的肠道优势菌门只含有厚壁菌门外, 其他 3 种昆虫的肠道优势菌门都含有变形菌门, 其中暗黑鳃金龟还含有厚壁菌门, 光肩星天牛还含有厚壁菌门、放线菌门和拟杆菌门; (2) 鳞翅目的豆天蛾、茶尺蠖、稻纵卷叶螟、舞毒蛾、棉铃虫、小菜蛾、贡嘎蝠蛾、栎黄掌舟蛾、马铃薯块茎蛾、美国白蛾、稻纵卷叶螟和棉铃虫, 除豆天蛾的肠道优势菌门只含有厚壁菌门外, 其他 11 种昆虫的肠道优势菌门都含有变形菌门, 其中舞毒蛾、棉铃虫、小菜蛾、贡嘎蝠蛾、栎黄掌舟蛾、马铃薯块茎蛾、美国白蛾和棉铃虫这 8 种昆虫的肠道优势菌门除含有变形菌门外, 还含有厚壁菌门, 稻纵卷叶螟和棉铃虫还含有放线菌门; (3) 双翅目的地中海实蝇、沙蝇、柑橘大实蝇、泽兰实蝇、家蝇和南亚实蝇, 上述 6 种昆虫的肠道优势菌门除都含有变形菌门外, 家蝇和南亚实蝇还含有厚壁菌门和拟杆菌门; (4) 直翅目的沙漠蝗和蟋蟀的肠道优势菌门除都含有变形菌门外, 蟋蟀还含有厚壁菌门和拟杆菌门。

1.2 优势菌属

同一目的昆虫肠道优势菌门相同时, 其肠道优势菌属未必相同。例如, 双翅目昆虫中肠道优势菌门为变形菌门的柑橘大实蝇、地中海实蝇和泽兰实蝇, 其中前 2 种昆虫的肠道中都含有克雷伯氏菌属 *Klebsiella* 和柠檬酸杆菌属 *Citrobacter* 2 个优势菌

属,地中海实蝇还含有泛菌属 *Pantoea*、肠杆菌属 *Enterobacter* 和果胶杆菌属 *Pectobacterium*,而泽兰实蝇与上述 2 种昆虫都不同,其肠道优势菌属是沃尔巴克氏体 *Wolbachia*。又如鳞翅目昆虫肠道优势菌门为厚壁菌门的贡嘎蝠蛾、豆天蛾和舞毒蛾,其中前 2 种昆虫的肠道中都含有芽孢杆菌属 *Bacillus* 1 个优势菌属,贡嘎蝠蛾还含有肉食杆菌属 *Carnobacterium*,而豆天蛾肠道优势菌属还含有葡萄球菌属 *Staphylococcus*,而舞毒蛾与上述 2 种昆虫都不同,其肠道优势菌属则是肠球菌属 *Enterococcus*。

2 影响昆虫体内微生物多样性的因素

研究发现,昆虫体内微生物多样性主要受昆虫性别、发育龄期和种群等方面的影响,另外食物、温度、CO₂ 浓度及辐照等生态因子以及研究手段的局限性等方面也会影响昆虫体内微生物多样性。

2.1 昆虫性别、发育龄期及种群的影响

不同性别的昆虫其体内微生物多样性与丰度存在差异。例如,家蚕 *Bombyx mori* L. 雌雄个体的肠道中除共有的优势菌属外,雄性肠道中特有的优势菌属是青枯菌属 *Ralstonia*、甲基杆菌属 *Methylobacterium* 和葡萄球菌属;而雌性肠道中特有的优势菌属是佩特罗菌属 *Petrobacter*、狭义梭菌属 *Clostridium sensu stricto*;在雄性中有 23 个菌属的丰度是雌性的 1.5 倍以上,而在雌性中有 7 个菌属的丰度是雄性的 1.5 倍以上(许刚等,2015)。中华通草蛉雌雄成虫体内微生物多样性也存在明显差异,雌雄成虫体内除了共有的优势菌属外,雄成虫体内特有的优势菌属为柠檬酸杆菌属、醋酸杆菌属 *Acetobacter*、朝井杆菌属 *Asaia* 和 *Rosenbergiella*,而雌成虫体内特有的优势菌属是 *Cosenzaea myxofaciens* (赵辉等,2017)。

性别相同但顎型不同的昆虫其肠道微生物多样性也存在差异。例如,3 种顎型(大、中、小)的华美奥锹甲 *Odontolabis fallaciosa* Boileau 的雄成虫肠道微生物中除共有的优势菌门外,中、小顎型宿主中还含有拟杆菌门,而大顎型宿主中的厚壁菌门含量显著高于中、小顎型;3 种顎型的宿主其肠道微生物不仅优势菌门存在差异,其优势菌属也存在差异,除共有的优势菌属外,大、小顎型宿主中还含有 *Dysgonomonas* 属,而中顎型宿主还含有巴尔通氏体属 *Bartonella* (蒋宇等,2018)。

除不同性别的昆虫肠道微生物多样性存在差

异外,不同发育龄期的昆虫肠道微生物多样性与比例也存在差异。如不同龄期的暗黑鳃金龟幼虫肠道微生物多样性存在差异,其 1 龄幼虫的优势菌门拟杆菌门的丰度最高,而第 2 和第 3 龄幼虫中厚壁菌门的丰度最高(Huang & Zhang,2013)。甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner) 幼虫肠道中的优势菌属不动杆菌属 *Acinetobacter*,其相对丰度随宿主龄期的变化出现先下降后上升的趋势,在第 5 龄时其相对丰度最大;而噬氢菌属 *Pelomonas* 和噬酸菌属 *Acidovorax* 的相对丰度则随着宿主的龄期变化呈现下降的趋势(李文丹等,2018)。冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* Giles 在幼虫和蛹期时其肠道优势菌门为蓝细菌门 *Cyanobacteria*,而成虫时其肠道优势菌门则为变形菌门和拟杆菌门(Wang *et al.*,2011)。

发育龄期相同但生存环境不同的昆虫其肠道微生物多样性也存在差异。如日本弓背蚁 *Camponotus japonicus* Mayr 室内和野外巢群的卵、幼虫和蛹的肠道微生物中除共有优势菌门外,室内巢群的卵中含有泉古菌门 *Crenarchaeota* 的火棒菌属 *Pyrobaculum* 细菌,而野外巢群的卵、幼虫和蛹中含有放线菌门的链霉菌属 *Streptomyces* 和两面神菌属 *Janibacter* 细菌;另外,室内巢群的蚁后中含有厚壁菌门的芽孢杆菌属和魏斯氏菌属 *Weissella* 细菌,而野外巢群的蚁后中含有厚壁菌门 *Anoxybacillus* 属的细菌(朱卓琳,2015)。

不同地理种群的昆虫其体内微生物多样性与比例也存在差异。如在 10 个不同地理种群的暗黑鳃金龟幼虫肠道中厚壁菌门中的瘤胃菌科 *Ruminococcaceae* 和毛螺旋菌科 *Lachnospiraceae* 以及变形菌门中的肠杆菌科 *Enterobacteriaceae* 和脱硫弧菌科 *Desulfovibrionaceae* 的细菌在 10 个地理种群中分布和比例存在显著差异(Huang & Zhang,2013)。通过宏基因组测序首次发现不同地理种群的小贯小绿叶蝉成虫体内共生菌的多样性和比例存在差异,其中,赤壁、大悟和英山样本的优势菌属均为盐单胞菌属 *Halomonas* (相对丰度分别为 23.8%、27.1%、8.8%),武汉样本的优势菌属为泛菌属(相对丰度 61.2%),咸安样本的优势菌属则为沃尔巴克氏体属(相对丰度 92.6%)(毛迎新等,2018)。

除上述因素影响宿主体内微生物多样性外,不同海拔高度也会对昆虫体内微生物多样性有影响。例如,栖居于不同海拔高度的 13 个中华蜜蜂 *Apis*

cerana Fab.种群肠道微生物多样性存在差异,其中,高海拔种群的优势菌属为厚壁菌门中的芽孢杆菌属,而平原和沿海种群的优势菌属为变形菌门中的沙雷氏菌属、克雷伯氏菌属和肠杆菌属(Sudhagar *et al.*, 2017)。

2.2 食物、温度、CO₂ 浓度及辐照的影响

研究发现,食物对昆虫体内微生物多样性具有重要影响(Russell *et al.*, 2009)。舞毒蛾(Broderick *et al.*, 2004)、棉铃虫(Priya *et al.*, 2012; Xiang *et al.*, 2006)、高山象白蚁 *Nasutitermes takasagoensis* (Shiraki) (Miyata *et al.*, 2007)、美国白蛾(魏丹峰等, 2017)、蝴蝶 *Rhopalocera* (Kruttika *et al.*, 2017)、黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* Meigen (Chandler *et al.*, 2011)、拟果蝇 *Drosophila simulans* (Staubach *et al.*, 2013)、家蚕(相辉等, 2007; 向芸庆等, 2010)以及冈比亚按蚊(Wang *et al.*, 2011)等昆虫中肠道相关细菌群落的变化与食物有关。例如,家蚕分别用柘叶与桑叶饲养时,其幼虫肠道中除共有的优势菌属外,用桑叶饲养的家蚕肠道中还含有气单胞菌属 *Aeromonas*、柠檬酸杆菌属、短杆菌属 *Brevibacterium*、埃希氏菌属 *Escherichia* 和克雷伯氏菌属 5 个优势菌属,而用柘叶饲养的家蚕肠道中仅含有假单胞菌属和土壤杆菌属 *Agrobacterium* 2 个优势菌属(向芸庆等, 2010)。然而,用无桑饲料饲养的家蚕幼虫肠道中的优势菌属为肠球菌属、栖热菌属 *Thermus* 和葡萄球菌属(相辉等, 2007)。以人工饲料为食的美国白蛾幼虫肠道中的优势菌属为希瓦氏菌属 *Shewanella* 和肠球菌属,其中肠球菌属的丰度显著高于以桑树和柳树为食的幼虫,以桑树为食的美国白蛾幼虫肠道中的优势菌属为葡萄球菌属,而以柳树为食的美国白蛾幼虫肠道中的优势菌属则为芽孢杆菌属(魏丹峰等, 2017)。

食物除了对咀嚼式口器昆虫体内微生物多样性有影响外,对刺吸式口器的昆虫也有影响。例如,烟粉虱(MED 隐种与 MEAM1 隐种)分别取食棉花与健康番茄后,其体内细菌属存在显著差异;取食相同植物的烟粉虱(MED 隐种与 MEAM1 隐种)其体内共生菌相似度较高(Su *et al.*, 2016)。

温度对昆虫体内微生物多样性也有影响。家蚕经高温(34 °C)处理 72 h 后,其肠道微生物的丰度显著降低,雌蚕肠道微生物中的酸杆菌门 *Acidobacteria*、拟杆菌门、放线菌门、梭杆菌门 *Fusobac-*

teria 和芽单胞菌门 *Gemmatimonadetes* 的丰度相较于对照组显著降低,而雄蚕肠道微生物中仅酸杆菌门的丰度相较于对照组显著降低(杜贝贝, 2017)。

不同 CO₂ 浓度对昆虫肠道微生物的丰度也具有影响。棉铃虫进行 3 种不同 CO₂ 浓度(380、550 和 750 μL · L⁻¹) 处理,肠杆菌属在 3 个处理间的丰度存在较大的差异,而普罗威登斯菌属 *Providencia* 在 380 μL · L⁻¹ CO₂ 浓度下的丰度远高于其他 2 个处理下的丰度(刘金萍, 2017)。

除上述因素对昆虫体内微生物多样性有影响外,辐照对体内微生物多样性也有影响。对瓜实蝇 *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) 遗传区性品系的 8 日龄蛹进行 100 Gy¹³⁷Cs 辐照后发现,辐照组的成虫肠道微生物多样性和丰度显著低于处理组,拟杆菌门仅在对照组的其中 4 个样品中出现(相对丰度比例分别为 4%、16%、5.5% 和 17%),而在辐照组的所有样品中其相对丰度比例低于 1%;优势菌属普罗威登斯菌属在辐照组中的相对丰度比例显著低于对照组(姚明燕等, 2017)。

此外,研究表明,植物病毒对媒介昆虫体内微生物无显著影响。例如,感染番茄黄化曲叶病毒(*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV)的寄主植物对烟粉虱(MED 隐种、MEAM1 隐种)相关细菌群落几乎没有影响(Su *et al.*, 2016)。

2.3 研究手段的局限性

昆虫 DNA 的提取方法、技术手段(夏晓峰, 2014)、引物的选择以及数据库(Su *et al.*, 2016)等可能也会影响昆虫体内微生物多样性的分析。

昆虫 DNA 的提取方法可能会导致昆虫体内微生物出现差异。夏晓峰(2014)对小菜蛾肠道进行 16S rRNA 基因 V6 高变区和宏基因组测序时,分别使用不同试剂盒提取中肠细菌总 DNA,宏基因组分析相较于 16S rRNA 的研究结果相比,变形菌门的丰度升高,而厚壁菌门的丰度降低。

分子生物学技术的不同手段导致分析结果存在差异。例如,夏晓峰(2014)基于 16S rRNA 和宏基因组分析发现,2 种分析方法虽然都表明小菜蛾幼虫中肠中变形菌门和厚壁菌门是丰度最高的 2 个门,但是宏基因组分析相较于 16S rRNA 分析发现,变形菌门的丰度相对升高,而厚壁菌门的丰度降低。原因可能是 2 种分析方法在功能基因注释上存在差异,也可能是因为 16S rRNA V6 高变区的

片段较短,在分类上也可能存在一定的误差。

不同的研究手段中,使用的不同引物也可能是重要的影响因素。16S rRNA 分析方法需要进行一次 PCR 扩增,其引物的偏好性可能会导致某些细菌出现不同的丰度(夏晓峰,2014)。基于 16S rRNA V3-V4 高变区,使用 341F 和 805R 引物对烟粉虱 MEAM1 隐种进行 PCR 扩增,在其体内没有发现次生共生菌 *Hamiltonella* (Su *et al.*, 2016);而对烟粉虱 MEAM1 隐种使用 Ham-F 和 Ham-R 引物进行普通 PCR 检测时,在其体内却检测到了次生共生菌 *Hamiltonella* (Chiel *et al.*, 2007; Chu *et al.*, 2011)。其他研究基于 16S rRNA V4 高变区,使用 515F 和 806R 引物对烟粉虱 MED 隐种进行 PCR 扩增,在其体内也发现了次生共生菌 *Hamiltonella* (Lv *et al.*, 2018)。这些结果提示,引物的偏好性可能导致某些细菌出现不同的丰度。

3 小结

综上所述,体内微生物多样性除了与昆虫种类相关外,还与昆虫自身因素(如性别、发育龄期以及不同地理种群)、生态因子(食物、温度、CO₂ 浓度及辐照等)密切相关;此外,技术本身的局限性也影响分析结果。因此,在对昆虫体内微生物多样性研究中要注意上述因素。

当前,体内微生物多样性的研究方兴未艾。相信今后随着更加深入、全面的研究,越来越多的昆虫体内微生物多样性将会被人类进一步的挖掘和利用,这对于有益昆虫的开发利用或有害昆虫的治理具有重要的指导意义。

参考文献

褚栋,张友军,毕玉平,付海滨,2005. *Wolbachia* 属共生菌及其对节肢动物宿主适合度的影响. 微生物学报, 45(5): 817-820.

杜贝贝,2017. 高温对家蚕肠道微生物组成及功能的影响. 硕士学位论文. 苏州:苏州大学.

靳亮,王金昌,王洪秀,张贱根,杨罡,靳海燕,2013. 16S rRNA 基因的 PCR-DGGE 技术分析茶尺蠖幼虫肠道细菌种群结构及多样性. 江西科学, 31(6): 759-763.

蒋宇,孙丙华,曹玉言,翟勇宁,万霞,2018. 华美奥锹甲不同颚型雄性成虫肠道细菌群落多样性. 昆虫学报, 61(3): 322-330.

刘玉升,李明立,刘俊展,郑继法,2007. 东亚飞蝗肠道细

菌的研究. 中国微生态学杂志, 19(1): 34-36.

刘莉,王中康,俞和韦,陈仕江,阎光凡,夏玉先,殷幼平,2008. 贡嘎蝠蛾幼虫肠道细菌多样性分析. 微生物学报, 48(5): 616-622.

刘小改,杨亚军,廖秋菊,徐红星,刘映红,吕仲贤,2016. 稻纵卷叶螟肠道细菌群落结构与多样性分析. 昆虫学报, 59(9): 965-976.

吕飞,刘玉升,2009. 豆天蛾幼虫肠道优势菌株的鉴定研究. 中国微生态学杂志, 21(5): 435-439.

骆米娟,2016. 南亚实蝇成虫肠道微生物分子多样性分析及引诱效果. 硕士学位论文. 福州:福建农林大学.

刘金萍,2017. 高 CO₂ 浓度对棉铃虫适合度及肠道微生物的直接影响. 硕士学位论文. 武汉:华中农业大学.

李文丹,张帅,雒珺瑜,张利娟,王登元,崔金杰,2018. 16S rDNA 文库法分析甜菜夜蛾中肠共生菌组成. 环境昆虫学报, 40(2): 403-412.

毛迎新,谭荣荣,王友平,陈勋,王红娟,黄丹娟,龚自明,2018. 基于 16S rDNA 序列的小贯小绿叶蝉共生细菌多样性研究. 植物保护, 44(3): 17-23.

王震杰,2014. 扶桑绵粉蚧共生微生物的分子鉴定及分析. 硕士学位论文. 金华:浙江师范大学.

文竹,姜义仁,黄伶,王斌赫,钟亮,王勇,秦利,2015. 栎黄掌舟蛾幼虫肠道好氧菌群分析及产纤维素酶菌的筛选. 环境昆虫学报, 37(6): 1203-1212.

魏丹峰,王秀吉,杨锦,耿涌鑫,陈敏,2017. 取食不同饲料的美国白蛾幼虫肠道细菌多样性及差异性研究. 环境昆虫学报, 39(3): 515-524.

夏晓峰,2014. 小菜蛾中肠微生物多样性及其功能研究. 博士学位论文. 福州:福建农林大学.

相辉,李木旺,赵勇,赵立平,张月华,黄勇平,2007. 家蚕幼虫中肠细菌群落多样性的 PCR-DGGE 和 16S rDNA 文库序列分析. 昆虫学报, 50(3): 222-233.

向候君,蔡普默,季清娥,杨燕川,王波,陈家骅,2018. 昆虫体内共生菌鉴定方法的研究进展. 山东农业大学学报(自然科学版), 49(4): 689-696.

向芸庆,王晓强,冯伟,周围,谢洪霞,万永继,2010. 不同饲料饲养家蚕其肠道微生态优势菌群类型的组成及差异性. 生态学报, 30(14): 3875-3882.

许刚,孙振丽,胡小龙,薛仁宇,曹广力,贡成良,2015. 基于 16S rRNA 基因序列分析家蚕肠道细菌的多样性. 蚕业科学, 41(4): 641-649.

姚明燕,张贺贺,向候君,季清娥,陈家骅,2017. 辐照对瓜实蝇遗传区性品系成虫肠道微生物的影响. 核农学报, 31(6): 1145-1152.

张某,杨璞,朱家颖,袁远,桂富荣,高熹,吴国星,2016. 基于 16S rDNA 基因序列的泽兰实蝇幼虫肠道细菌多样

- 性分析. 昆虫学报, 59(2): 200-208.
- 张科, 刘伍限, 郑新华, 刘冰许, 2017. 蟋蟀肠道细菌多样性的宏基因组分析. 应用昆虫学报, 54(3): 417-425.
- 张义强, 2013. 蜜蜂肠道共生菌的研究. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学.
- 郑亚强, 杜广祖, 李亦菲, 陈斌, 李正跃, 肖美丽, 2017. 马铃薯块茎蛾肠道细菌分离鉴定及其对植物源大分子化合物的降解作用. 环境昆虫学报, 39(3): 525-532.
- 朱卓琳, 2015. 日本弓背蚁室内饲养种群消化道细菌组成及其多样性研究. 硕士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学.
- 赵辉, 张帅, 雒珺瑜, 张利娟, 王爱英, 崔金杰, 2017. 16S rDNA 克隆文库方法分析中华通草蛉共生细菌组成. 中国生物防治学报, 33(6): 849-856.
- AMANN R I, LUDWIG W, SCHLEIFER K H, 1995. Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation. *Microbiological Reviews*, 59(1): 143-169.
- BRODERICK N A, RAFFA K F, GOODMAN R M, HANDELSMAN J, 2004. Census of the bacterial community of the gypsy moth larval midgut by using culturing and culture-independent methods. *Applied and Environmental Microbiology*, 70: 293-300.
- BEHAR A, YUVAL B, JURKEVITCH E, 2008. Gut bacterial communities in the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata*) and their impact on host longevity. *Journal of Insect Physiology*, 54(9): 1377-1383.
- CHANDLER J A, LANG J M, BHATNAGAR S, EISEN J A, KOPP A, MALIK H S, 2011. Bacterial communities of diverse *Drosophila* species; ecological context of a host-microbe model system. *PLoS Genetics*, 7: e1002272.
- CHENG D F, GUO Z J, RIELER M, XI Z Y, LIANG G W, XU Y J, 2017. Gut symbiont enhances insecticide resistance in a significant pest, the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Microbiome*, 5: 13.
- CHIEL E, GOTTLIEB Y, ZCHORI-FEIN E, MOZES-DAUBEN, KATZIR N, INBAR M, GHANIM M, 2007. Biotype-dependent secondary symbiont in sympatric populations of *Bemisia tabaci*. *Bulletin of Entomological Research*, 97: 407-413.
- CHU D, GAO C S, DE BARRO P, ZHANG Y J, WAN F H, KHAN I A, 2011. Further insights into the strange role of bacterial endosymbionts in whitefly, *Bemisia tabaci*: comparison of secondary symbionts from biotypes B and Q in China. *Bulletin of Entomological Research*, 101: 477-486.
- CROTTI E, BALLOI A, HAMDI C, SANSONNO L, MARZORATI M, GONELLA E, FAVIA G, CHERIF A, BANDI C, ALMA A, DAFFONCHIO D, 2012. Microbial symbionts: a resource for the management of insect-related problems. *Microbial Biotechnology*, 5(3): 307-317.
- DILLON R, CHARNLEY K, 2002. Mutualism between the desert locust *Schistocerca gregaria* and its gut microbiota. *Research in Microbiology*, 153(8): 503-509.
- ENGEL P, MORAN N A, 2013. Functional and evolutionary insights into the simple yet specific gut microbiota of the honey bee from metagenomic analysis. *Gut Microbes*, 4: 60-65.
- EGERT M, STINGL U, BRUUN D L, POMMERENKE B, BRUNE A, FRIEDRICH M W, 2005. Structure and topology of microbial communities in the major gut compartments of *Melolontha melolontha* larvae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Applied and Environmental Microbiology*, 71(8): 4556-4566.
- GUO Z J, LU Y Y, YANG F, ZENG L, LIANG G W, XU Y J, 2017. Transmission modes of a pesticide degrading symbiont of the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Applied Microbiology and Biotechnology*, 101: 8543-8556.
- GUPTA A K, NAYDUCH D, VERMA P, SHAH B, GHATE H V, PATOLE M S, SHOUCHE Y S, 2012. Phylogenetic characterization of bacteria in the gut of house flies (*Musca domestica* L.). *Fems Microbiology Ecology*, 79(3): 581-593.
- HAYNES S, DARBY A C, DANIEL T J, WEBSTER G, VAN VEEN F J F, GODFRAY H C J, PROSSER J I, DOUGLAS A E, 2003. Diversity of bacteria associated with natural aphid populations. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(12): 7216-7223.
- HUANG S W, ZHANG H Y, 2013. The impact of environmental heterogeneity and life stage on the hindgut microbiota of *Holotrichia parallela* larvae (Coleoptera: Scarabaeidae). *PLoS ONE*, 8: e57169.
- KIKUCHI Y, HOSOKAWA T, FUKATSU T, 2007. Insect-microbe mutualism without vertical transmission: a stinkbug acquires a beneficial gut symbiont from the environment every generation. *Applied and Environmental Microbiology*, 73(13): 4308-4316.
- KRUTTIKA P, KRUSHNAMEGH K, DEEPA A, 2017. Dietary and developmental shifts in butterfly-associated bacterial communities. *Royal Society Open Science*, 5(5): 171559.
- LYU Z H, WEI X Y, TAO Y L, CHU D, 2018. Differential susceptibility of whitefly-associated bacteria to antibiotic as revealed by metagenomics analysis. *Infection Genetics and Evolution*, 63: 24-29.
- MASON C J, COUTURE J J, RAFFA K F, 2014. Plant-associated bacteria degrade defense chemicals and reduce their adverse effects on an insect defoliator. *Oecologia*, 175(3):

- 901–910.
- MATTILA H R, RIOS D, WALKER-SPERLING V E, GUUS R, NEWTON I L G, AMDAM G V, 2012. Characterization of the active microbiotas associated with honey bees reveals healthier and broader communities when colonies are genetically diverse. *PLoS ONE*, 7: e32962.
- MIYATA R, NODA N, TAMAKI H, KINJYO K, AOYAGI H, UCHIYAMA H, TANAKA H, 2007. Influence of feed components on symbiotic bacterial community structure in the gut of the wood-feeding higher termite *Nasutitermes takasagoensis*. *BioScience Biotechnology and Biochemistry*, 71: 1244–1251.
- RANJITH M T, MANICHELLAPPAN, HARISH E R, GIRIJA D, NAZEEM P A, 2016. Bacterial communities associated with the gut of tomato fruit borer, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) based on Illumina next-generation sequencing. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 19: 333–340.
- RUSSELL J A, MOREAU C S, GOLDMAN-HUERTAS B, FUJIWARA M, LOHMAN D J, PIERCE N E, 2009. Bacterial gut symbionts are tightly linked with the evolution of herbivory in ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 21236–21241.
- SANT'ANNA M R V, DARBY A C, BRAZIL R P, MONTOYA-LERMA J, DILLON V M, BATES P A, DILLON R J, 2012. Investigation of the bacterial communities associated with females of *Lutzomyia sand* fly species from south America. *PLoS ONE*, 7: e42531.
- SCHLOSS P D, DELALIBERA I, HANDELSMAN J, RAFFA K F, 2006. Bacteria associated with the guts of two wood-boring beetles: *Anoplophora glabripennis* and *Saperda vestita* (Cerambycidae). *Environmental Entomology*, 35: 625–629.
- SCHRETTER C E, VIELMETTER J, BARTOS I, MARKA Z, MARKA S, SULABHA A, MAZMANIAN S K, 2018. A gut microbial factor modulates locomotor behaviour in *Drosophila*. *Nature*, 563: 402–406.
- SERBUS L R, CASPER-LINDLEY C, LANDMANN F, SULLIVAN W, 2008. The genetics and cell biology of *Wolbachia*-host interactions. *Annual Review of Genetics*, 42: 683–707.
- SKALJAC M, KIRFEL P, GROTMANN J, VILCINSKAS A, 2018. Fitness costs of infection with *Serratia symbiotica* are associated with greater susceptibility to insecticides in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Pest Management Science*, 74: 1829–1836.
- STAUBACH F, BAINES J F, KUNZEL S, BIK E M, PETROV D A, 2013. Host species and environmental effects on bacterial communities associated with *Drosophila* in the laboratory and in the natural environment. *PLoS ONE*, 8: e70749.
- SUDHAGAR S, REDDY P V R, NAGALAKSHMI G, 2017. Influence of elevation in structuring the gut bacterial communities of *Apis cerana* Fab. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 5(3): 434–440.
- SU M M, GUO L, TAO Y L, ZHANG Y J, WAN F H, CHU D, 2016. Effects of host plant factors on the bacterial communities associated with two whitefly sibling species. *PLoS ONE*, 11: e0152183.
- VAUGHAN E E, SCHUT F, HEILIG H G, ZOETENDAL E G, DE VOS W M, AKKERMANS A D, 2000. A molecular view of the intestinal ecosystem. *Current Issues Intestinal Microbiology*, 1: 1–12.
- WANG A L, YAO Z C, ZHENG W W, ZHANG H Y, 2014. Bacterial communities in the gut and reproductive organs of *Bactrocera minax* (Diptera: Tephritidae) based on 454 pyrosequencing. *PLoS ONE*, 9: e106988.
- WANG Y, GILBREATH T M, KUKUTLA P, YAN G, XU J, 2011. Dynamic gut microbiome across life history of the malaria mosquito *Anopheles gambiae* in Kenya. *PLoS ONE*, 6: e24767.
- WARNECKE F, LUGINBUHI P, LVANOVA N, GHASSMIAN M, 2007. Metagenomic and functional analysis of hindgut microbiota of a wood-feeding higher termite. *Nature*, 450: 560–565.
- WONG A C N, CHASTON J M, DOUGLAS A E, 2013. The inconstant gut microbiota of *Drosophila* species revealed by 16S rRNA gene analysis. *The ISME Journal*, 7: 1922–1932.
- XIA X F, ZHENG D D, ZHONG H Z, QIN B C, GURR G M, VASSEUR L, LIN H L, BAI J L, HE W Y, YOU M S, 2013. DNA sequencing reveals the midgut microbiota of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) and a possible relationship with insecticide resistance. *PLoS ONE*, 8: e68852.
- XIA X F, SUN B T, GURR G M, VASSEUR L, XUE M Q, YOU M S, 2018. Gut microbiota mediate insecticide resistance in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.). *Frontiers in Microbiology*, 9: 25.
- XIANG H, WEI G F, JIA S, HUANG J, MIAO X X, ZHOU Z, ZHAO L P, HUANG Y P, 2006. Microbial communities in the larval midgut of laboratory and field populations of cotton bollworm (*Helicoverpa armigera*). *Canadian Journal of Microbiology*, 52: 1085–1092.

<http://www.jbscn.org>