

昆虫肠道菌群的功能研究进展*

郭 军^{1,2**} 吴 杰^{2***} 邓先余¹ 林连兵¹ 刘 珊² 李继莲^{2***}

(1. 昆明理工大学生命科学与技术学院, 昆明 650500 ;

2. 中国农业科学院蜜蜂研究所/农业部授粉昆虫生物学重点实验室, 北京 100093)

摘 要 昆虫肠道为某些微生物提供了一个特定的定殖环境, 这些肠道菌群也为其宿主提供了很多潜在的有益作用。因而昆虫在一定范围和程度上表现出对肠道菌群的依赖并形成一种互惠互利的共生关系。近年来, 随着高通量测序技术的广泛应用, 促进了肠道菌群及其功能基因的研究。也为进一步了解如何区分非致病性菌(共生菌)和致病菌(病原菌)的致病机理、调控昆虫肠道菌并用防治害虫或保护授粉昆虫在内的有益昆虫奠定了基础。本文概述了昆虫肠道菌群定殖环境、起源和进化以及传播方式, 综述了近年来昆虫肠道菌群功能研究的最新进展, 并对今后昆虫肠道菌群的研究方向进行了展望。

关键词 昆虫, 肠道菌群, 共生菌, 功能

Advances in research on insect gut microbiota and their functions

GUO Jun^{1, 2**} WU Jie^{2***} DENG Xian-Yu¹ LIN Lian-Bing¹ LIU Shan² LI Ji-Lian^{2***}

(1. College of Life Science, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650500, China;

2. Institute of Apiculture, Chinese Academy of Agricultural Science/Key Laboratory of Pollinating Insect Biology, Ministry of Agriculture, Beijing 100093, China)

Abstract Insect guts present distinctive environments for microbial colonization, and their gut bacteria potentially provide many beneficial services to their hosts. Insects show a wide range of dependence on, and mutualistic interactions with, their gut bacteria. In recent years, the extensive use of high-throughput sequencing technology has promoted the study of gut microbiota and their functions. These technology will further understanding of how insects discriminate between non-pathogenic (gut symbionts) and harmful pathogens, and will allow us to further manipulate the gut microbes of insects to both control insect pests and protect beneficial insects (including pollinators). This paper first overviews the gut environment required for bacterial colonization, then introduces the evolutionary origins of the microbiota before focusing on reviews of the latest developments in insect gut bacteria function studies. Directions for future research are discussed.

Key words insect, gut microbiota, symbiosis, function

昆虫是陆地生态系统中生物数量、种类以及生态习性上最为丰富的动物类群, 也是生物多样性最高的群体之一(Erwin, 1982 ;Chapman *et al.*, 2013)。由于它们多样化的取食特性和行为, 几乎陆地上所有的食物资源(人类可以食用、能提供维生素和热能的一切物质)都能被昆虫消耗(Shi *et al.*, 2010)。昆虫多样化和进化的成功,

在某种程度上部分依赖于各种有益微生物的贡献(Engel and Moran, 2013 a), 这些微生物与宿主有着密切的关系并参与到宿主生活的很多方面, 如昆虫的生理和进化(Crotti *et al.*, 2012), 改善宿主的营养, 帮助消化食物成分, 还能防止捕食者、寄生虫和病原体入侵, 协助种间种内通讯等(Engel and Moran, 2013 a ; Kaltenpoth and

* 资助项目 Supported projects : 农业部授粉昆虫生物学重点实验室开放基金 (2015MFNZS03) ; 中国农业科学院科技创新中心工程 (No.CAAS-ASTIP-2015-IAR) ; 国家蜂产业技术体系建设专项(CARS-45)

**第一作者 First author, E-mail : guojun0591@126.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail : apis@vip.sina.com ; lijilian@caas.cn

收稿日期 Received : 2015-01-21, 接受日期 Accepted : 2015-05-12

Engl, 2014)。这些微生物主要以肠道菌群 (Gut microbiota) 的形式聚集在消化道内, 相互之间高度依赖, 与宿主共生并参与调节宿主的各种生命活动, 从而间接影响昆虫的健康 (Shi *et al.*, 2010)。

昆虫肠道菌群通常与农业、生态以及医药等多个领域的学科相关 (Engel and Moran, 2013 b)。昆虫作为一个很好的实验模型, 通过昆虫建立细菌感染模型来研究人类疾病 (Ishii *et al.*, 2014); 此外, 还可以利用这种模型来研究共生微生物影响媒介昆虫的疾病传播效率 (Ricci *et al.*, 2012) 或疾病的发生规律 (Chouaia *et al.*, 2012), 同时还可借助这一模型开展肠道共生菌与宿主相互作用的相关研究, 进而促进人类对微生物与其宿主间互惠共生关系的了解 (Lemaitre and Hoffmann, 2007)。

鉴于昆虫肠道共生菌群的重要功能和应用价值, 肠道共生菌的研究逐渐受到各国学者的关注。本文对昆虫肠道菌群进行了简要概述, 重点围绕昆虫肠道菌群功能研究展开了论述, 并对未来的研究提出展望。

1 昆虫肠道菌群概述

肠道菌群 (Gut microbiota 或 Gut flora) 是所有栖息于动物消化道内的微生物的统称 (Rangberg *et al.*, 2012), 也是动物体内微生物相互作用最集中的群体 (Cummings and MacFarlane, 1997)。一般而言, 肠道菌群主要包括细菌和古菌, 其中细菌的种类最为丰富和多样, 但昆虫肠道内主要以细菌为主。Yun 等 (2014) 对大量不同种的昆虫 (218 个种) 的肠道菌群多样性的研究表明, 昆虫肠道中的优势菌群主要隶属于 Proteobacteria 和 Firmicutes 两大门。

1.1 昆虫肠道菌群的定殖环境

大部分昆虫肠道主要由前肠、中肠和后肠组成 (Chapman *et al.*, 2013)。前肠往往具有用于临时贮存食物的嗉囊 (蜜蜂为蜜囊); 中肠是很多昆虫消化食物和吸收养份的主要部位; 后肠

(包括回肠和直肠) 含有一定的含氮废物和食物残渣, 为昆虫肠道菌群提供营养环境 (Engel and Moran, 2013 a), 回肠主要功能是将中肠已消化吸收后的食物废渣和马氏管在血淋巴中截获的代谢废物送入直肠, 而直肠的主要功能是贮存和排出粪便, 还能继续吸收粪便中的水分 (黄少康, 2011; Engel and Moran, 2013 a)。

昆虫肠道因种类而变异很大, 这也是昆虫适应各种特殊生态位和饮食习惯的长期协同进化结果, 这种协同进化逐渐演化为昆虫特定肠道部位定居特定肠道微生物的现象 (Engel and Moran, 2013 a)。对于完全变态的昆虫来说, 幼虫、蛹和成虫等几个阶段区分十分明显, 在这一变态过程中肠和其他器官发生彻底变化, 如幼虫肠道的完全消除和蛹期肠道蛹便被围食膜包裹等 (Chapman *et al.*, 2013; Engel and Moran, 2013 a)。然而, 许多昆虫的肠道内具有特化的隐窝 (Crypts) 结构, 可以促进微生物的留存 (Chapman *et al.*, 2013; Engel and Moran, 2013 a)。此外, 昆虫在达到成虫阶段前常蜕皮数次, 因此最后一次蜕皮完成后, 前肠或后肠壁形成了适于细菌定殖的表面结构 (Engel and Moran, 2013 a)。

1.2 肠道菌群的起源和进化

很多昆虫都已进化出特定的肠道结构以便于各种肠道微生物群落的栖息, 并能使宿主从肠道中吸取碳、氮、维生素以及一些低营养或从难以消化的食物中获取能量 (如反刍动物、白蚁等) (Mackie, 1997; Brune and Friedrich, 2000)。而肠道微生物同时也进化成适应于这种营养丰富、稳定的肠道环境 (Ohkuma *et al.*, 2007)。一项对蚂蚁肠道菌群的研究表明, 尽管这些菌群相对简单, 但常常包含一些与饲喂模式等相关的肠道共生菌, 这表明蚂蚁家系与特定的共生菌具有协同进化的关系, 这种关系在一些食草蚂蚁群体中表现的尤为突出 (Anderson *et al.*, 2012)。不同宿主之间肠道菌群的系统发育关系可以概括宿主的种系发生, 这表明宿主与其肠道菌群之间有着长期的协同进化关系 (Ochman *et al.*, 2010; Brucker and Bordenstein, 2012)。

1.3 肠道共生菌的传播及维持

宿主不同代次之间传播微生物对有益细菌的保持至关重要。目前通过垂直传播维持特定共生菌的实例已在社会性或群居性昆虫中(如蜜蜂和白蚁)发现。在蜜蜂 *Apis mellifera* 中, 细菌的传播最初可能是在蜂群内通过粪食性(Coprophagy)和交哺作用(Trophallaxis)获得, 不同的后肠隔室分布着不同的细菌群落(Köhler *et al.*, 2012)。现已证实蜜蜂幼蜂出房后主要通过与其他蜂群内的其他成年工蜂的社会性接触获得相关共生菌(Martinson *et al.*, 2012)。一些社会性昆虫也能通过共享住所而获得有益菌, 这些细菌可能通过动物与住所的接触而在种群中传播(Hughes *et al.*, 2008)。

非社会性昆虫中同种宿主之间肠道细菌之间的直接传播程度还不清楚。群居性昆虫(如蟑螂和蟋蟀)可在公共区域排便和摄取食物来传播细菌, 这也证明了昆虫之间这些细菌是通过水平方式传播的(Woodbury *et al.*, 2013; Woodbury and Gries, 2013)。独居性雌性蜂也可能通过在卵附近排便这一简单方式传播细菌到子代, 让后代能够摄入这些粪便中的细菌(Engel and Moran, 2013 a)。可见, 这种食粪或其他粪口途径对很多通过宿主-宿主之间传播微生物的动物(如蟑螂等)非常重要(Nalepa *et al.*, 2001)。此外, 细菌为了能在昆虫体内长期存在, 必须具有逃避或应对宿主防御的机制, 如类似细菌同其他微生物竞争或共栖息的机制(Walter *et al.*, 2011)。研究表明宿主及其天然肠道菌群之间的分子信号对细菌的正确定殖和群落稳态也至关重要(Ashida *et al.*, 2012)。

2 昆虫肠道菌群的主要功能

2.1 昆虫肠道菌群的营养及代谢功能

肠道菌群在营养供给、消化及吸收上起到了至关重要的作用, 并通过这种方式影响宿主的发育和健康(Hosokawa *et al.*, 2007; Kikuchi *et al.*, 2007)。研究表明肠道共生菌可为宿主提供氨基酸(Nikoh *et al.*, 2011)、维生素 B (Eichler and Schaub, 2002) 以及固醇等营养物质, 并参与物

质代谢作用及合成作用(Douglas, 1993)。利用宏基因组分析方法, 研究人员预测了蜜蜂八大类肠道共生菌之一的 Alpha-1 含有维生素 B₁₂ 的合成系统, 可能为蜜蜂合成维生素(Engel *et al.*, 2012)。蜜蜂共生菌可将花粉转化为蜂粮(Evans and Lopez, 2004), 蜂粮比花粉含有更多的维生素、更少的多糖以及不同的氨基酸, 这些营养成分的变化很可能是共生的乳酸菌(Lactic acid bacteria, LAB) 群参与转化而成(Babendreier *et al.*, 2007; Mattila *et al.*, 2012)。

进一步的实验也证实了 *Gilliamella*、*Lactobacillus* 和 *Bifidobacterium* 等蜜蜂肠道内的共生菌具有合成果胶降解酶(Pectin-degrading enzymes)、糖苷水解酶(Glycoside hydrolases)和多糖水解酶(Polysaccharide lyases)等降解碳水化合物化合物的功能, 并从基因水平上证明了 *Lactobacillus* 和 *Bifidobacterium* 等组成的乳酸菌菌群参与了蜂蜜的酿造和糖类物质的代谢(Engel *et al.*, 2012; Engel and Moran, 2013 b)。此外, 很多昆虫都依赖共生菌作为一种专用氮代谢机制来补充机体对氮代谢机制的缺乏, 如白蚁可利用宿主的含氮排泄物, 并将它们回收成高价值的营养物质, 或者直接排到大气中(Hongoh *et al.*, 2008; Thong-On *et al.*, 2012); 蟑螂、白蚁和一些食草性蚂蚁肠道内栖息着一些内共生菌, 它们可进行氨的回收和一些必需氨基酸的生物合成(Sabree *et al.*, 2012)。

肠道菌群还具有潜在的食物解毒功能, 由于很多来源的营养只有在无毒性的条件下才有效, 并且一些分子的水解作用如一些植物细胞壁成分既具有解毒作用, 也能使食物成为有效的营养来源(Hehemann *et al.*, 2010)。很多昆虫特化为以某些有毒植物为食, 其肠道菌可能在消化和解毒这些来源的食物上发挥了重要作用(Hehemann *et al.*, 2010)。

2.2 肠道菌群对昆虫生理的影响

由于果蝇肠道共生菌多样性较低, 加上果蝇具有各种可利用的遗传工具(Chandler *et al.*, 2011; Wong *et al.*, 2011), 从而使果蝇非常适合作为一种模式生物来研究肠道环境下各种细菌

间相互作用。果蝇对中肠中非致病或致病病原菌的宿主反应不仅是由免疫系统激活构成,还涉及到包括干细胞增殖和上皮细胞更新等肠道细胞生理学的各个方面 (Buchon *et al.*, 2009 a ;Cronin *et al.*, 2009), 而果蝇中肠上皮细胞上具有自我更新的程序,这一程序可使肠细胞由底层干细胞不断更新 (Casali and Batlle, 2009 ;Amcheslavsky *et al.*, 2009)。细菌在中肠中调节这种干细胞活性,可能通过诱导上皮细胞损伤和凋亡从而导致激活 JAK-STAT 信号通路 (Buchon *et al.*, 2009 b ;Cronin *et al.*, 2009 ;Jiang *et al.*, 2009)。上皮细胞更新的程度与细菌在中肠中的毒力和浓度成正比,在栖息有共生菌的正常蚊子中,其上皮细胞的更替率提高,而存在致病菌的蚊子中的上皮细胞更替率则减慢 (Buchon *et al.*, 2009 a)。当果蝇中缺乏肠道菌群定殖会导致代谢中心的类胰岛素通路的失误调节而引起严重的体内平衡失调问题 (Shin *et al.*, 2011)。

2.3 肠道菌群对昆虫寿命的影响

肠道菌群还能影响昆虫寿命。研究表明,在果蝇成虫的不同生活阶段,细菌的存在可以延长或者缩短宿主的寿命 (Brummel *et al.*, 2004)。改变果蝇中细菌和肠壁吸收细胞之间的共生关系可以促进它的健康并能延长寿命 (Guo *et al.*, 2014)。该研究指出,果蝇肠道中的细菌量随着年龄增大而显著增加,从而导致一种炎症状态,这是由应激反应基因 FOXO 长期激活所驱动,其抑制了一类叫做 PGRP-SCs (Peptidoglycan recognition protein SC) 的分子活性,而 PGRP-SCs 调控了机体对细菌的免疫反应;PGRP-SC 抑制使得一种在启动对肠道细菌有效免疫反应中起重要作用的信号分子 Rel/NFkB 解除控制。由此导致的免疫失衡使得细菌数量不断扩增,触发了一种炎症反应,生成自由基。当在肠上皮细胞中提高 PGRP-SC 表达时,则修复了细菌平衡,限制了干细胞增殖,因此只需增强 PGRP-SC 的功能就可以延长果蝇的寿命 (Guo *et al.*, 2014)。

2.4 肠道菌群对昆虫生长发育的影响

肠道菌群还可以通过直接与宿主接触而影

响宿主的发育过程,如通过上皮细胞感知细菌信号有助于免疫和细胞内稳态,还对宿主适应变化的肠道环境条件至关重要。另外,共生肠道菌群还可以通过调节宿主激素信号来促进果蝇的系统增长和发育 (Shin *et al.*, 2011)。共生菌能够通过影响生长率和个体大小的方式影响果蝇的系统发育 (Shin *et al.*, 2011)。研究表明,无菌的果蝇幼虫较正常幼虫表现出增长减慢和发育变缓等现象,当定殖足够的 *Acetobacter pomorum* (从果蝇消化道中分离的一种共生菌) 后,这些果蝇可以恢复幼虫的发育和增长水平 (Shin *et al.*, 2011)。促进果蝇生长的另一个共生菌则归功于乳酸菌的贡献。研究发现无菌果蝇和单一存在乳酸菌的果蝇在低营养条件下生长和发育存在显著差异 (Storelli *et al.*, 2011)。

2.5 肠道菌群的防御及保护功能

在昆虫生命周期的所有阶段中,都会受到许多捕食者、寄生虫、拟寄生物以及病原体的威胁 (Kaltenpoth and Engl, 2014)。一些膜翅目昆虫的生活和摄食方式使它们更易受到病原体侵扰,社会性昆虫的大规模的群居生活也增加了病原体感染的风险和同种个体之间疾病的传播 (Kaltenpoth and Engl, 2014)。当昆虫面临众多的寄生虫和致病菌威胁时,能够通过共生菌群的屏蔽作用与疾病进行对抗并通过这些途径对机体进行保护 (Li *et al.*, 2012)。如切叶蚁、独居的泥蜂、蜜蜂和熊蜂等除了自身防御应对这些威胁外,均有一些共生菌群参与到保护宿主与细菌的相互作用中;还有些昆虫通过共生菌产生的毒素来抵抗寄生蜂从而对昆虫进行保护 (Kaltenpoth and Engl, 2014)。

环境压力可导致微生物群落生态失调,并进一步引起宿主对疾病的易感性 (Cox-Foster *et al.*, 2007)。一项对来自 CCD (Colony collapse disorder, 简称 CCD) 的蜂群和正常蜂群的成年西方蜜蜂 *A. mellifera* 工蜂的肠道菌群的调查表明,未受 CCD 感染的正常蜂群主要以厚壁菌门细菌和一种变形菌门细菌定殖为主,CCD 感染的蜂群则检测到较高的 γ -变形菌门细菌 (Cox-

Foster *et al.*, 2007)。这可能与肠道菌的生态失调有关, 从而导致一些可能的功能丧失, 进一步造成对蜂群健康状态的负面作用 (Cox-Foster *et al.*, 2007)。另有研究表明, 当对蜜蜂幼虫饲喂含有组成不同的乳酸菌和双歧杆菌的混合共生菌时, 在免疫反应观察中发现一个类似幼虫芽孢杆菌感染时出现的免疫反应, 这表明这些共生细菌可以用来预防或治疗自然的病原体 (Evans and Lopez, 2004)。一些细菌菌株在体外也表现出对幼虫芽孢杆菌的直接的拮抗作用, 并且在另一项研究中也证实了在体内实验中也具有一定的抑制活性 (Forsgren *et al.*, 2010)。但对这种宿主和共生菌之间相互作用和动态变化的精确揭示还需要进一步的研究。

此外, 还有一些报道表明在昆虫中还存在不同肠道微生物与寄生虫之间的相互对抗作用。比较典型的例子是欧洲熊蜂 *Bombus terrestris* 的肠道菌 (尤其是 *Snodgrassella alvi*) 能在一定程度上提高宿主蜂对寄生的短膜虫 *Crithidia bombi* 的抵抗作用 (Koch and Schmid-Hempel, 2011)。研究还发现熊蜂对短膜虫的易感性受宿主特定肠道菌群的影响而不是受宿主昆虫基因型的影响, 这一结果也证实了社会性昆虫 (蜜蜂) 的肠道微生物群落在保持肠道内稳定及抵抗寄生虫和疾病中发挥了一定的作用 (Koch and Schmid-Hempel, 2012)。Li 等 (2012) 的研究结果表明, 东方蜜蜂对微孢子虫 *Nosema* 的敏感性可能取决于其体内细菌群落的组成。而对沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 的实验也表明, 肠道菌群的多样性和一种沙雷氏菌属 *Serratia marcescens* (一种病原菌) 的成功定殖呈负相关, 这也支持了肠道菌种类丰富度越高其抵抗病原菌入侵的功能越强的假设 (Crotti *et al.*, 2010)。

近年来, 蜂群衰竭失调 (CCD) 现象的发生导致美国, 欧洲和日本等国蜜蜂数量严重下降 (Cox-Foster *et al.*, 2007), 众多影响蜜蜂健康的因素是对养蜂产业的严重挑战。然而, 健康蜂群的维持可能离不开肠道菌群的调节作用, 由于益生菌可以诱导宿主产生抗菌肽 (Abacin) 和防御素 (Defensing), 增强宿主的免疫能力, 从

而提高其对病原菌的抵抗能力 (Evans and Lopez, 2004), 目前已提出作为蜜蜂幼虫抵抗幼虫芽孢杆菌的重要益生菌, 很可能成为养蜂中常用的化学处理的一个合适替代品 (Evans and Lopez, 2004; Crotti *et al.*, 2010)。

3 展望

昆虫是影响全球生物多样性的重要因素, 尤其是授粉昆虫作为传粉媒介的重要组成部分为作物和野生植物提供了至关重要的生态服务 (Potts *et al.*, 2010)。昆虫授粉可产生巨大的经济和生态价值, 全球每年因昆虫授粉所创造的价值高达 1 530 亿欧元 (Gallai *et al.*, 2009)。鉴于昆虫丰富的生态学和分类学多样性, 目前很难对其肠道菌群进行统一概括。尽管对昆虫肠道菌群的研究只在极小一部分昆虫类群中取样, 但已经发现肠道菌群在昆虫营养、生理、免疫反应以及抗病性等方面发挥着重要作用。大量研究表明宿主的健康状态和肠道微生物平衡之间有一种严格的相互联系 (Douglas, 2011), 当肠道微生物以适宜的顶极群落存在时, 可对机体应对疾病发生起到重要的作用, 而肠道微生物群落生态平衡失调将导致病原体的入侵 (Cox-Foster *et al.*, 2007)。

随着新一代高通量测序技术的广泛应用, 为测定肠道微生物多样性和研究其功能提供了先进的技术平台 (Engel *et al.*, 2014), 极大地促进昆虫-微生物群落的研究和分析水平, 并将进一步揭示大量未知的保护性共生微生物 (Shi *et al.*, 2010)。然而, 详细了解宿主的自然生活史是阐述肠道菌群有益功能和从分子水平理解肠道菌群保护功能的基础。借助最新的研究工具深入研究细菌之间及与其宿主的之间的关系、昆虫及其共生体之间如何维护体内平衡、昆虫和细菌如何影响彼此的基因等内容, 是进一步深入了解更多有关昆虫如何区分肠道共生菌和致病菌的致病机理的基础, 这些肠道共生菌群功能的研究为有益昆虫的保护和害虫防治奠定理论基础。

参考文献 (References)

Amcheslavsky A, Jiang J, Ip YT, 2009. Tissue damage: induced

- intestinal stem cell division in *Drosophila*. *Cell Stem Cell*, 4(1): 49–61.
- Anderson KE, Russell JA, Moreau CS, Kautz S, Sullam KE, Hu Y, Basinger U, Mott BM, Buck N, Wheeler DE, 2012. Highly similar microbial communities are shared among related and trophically similar ant species. *Molecular Ecology*, 21(9): 2282–2296.
- Ashida H, Ogawa M, Kim M, Mimuro H, Sasakawa C, 2012. Bacteria and host interactions in the gut epithelial barrier. *Nature Chemical Biology*, 8(1): 36–45.
- Babendreier D, Joller D, Romeis J, Bigler F, Widmer F, 2007. Bacterial community structures in honeybee intestines and their response to two insecticidal proteins. *FEMS Microbiology Ecology*, 59(3): 600–610.
- Brucker RM, Bordenstein SR, 2012. The roles of host evolutionary relationships (Genus: *Nasonia*) and development in structuring microbial communities. *Evolution*, 66(2): 349–362.
- Brummel T, Ching A, Seroude L, Simon AF, Benzer S, 2004. *Drosophila* lifespan enhancement by exogenous bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(35): 12974–12979.
- Brune A, Friedrich M, 2000. Microecology of the termite gut: structure and function on a microscale. *Current Opinion in Microbiology*, 3(3): 263–269.
- Buchon N, Broderick NA, Chakrabarti S, Lemaitre B, 2009a. Invasive and indigenous microbiota impact intestinal stem cell activity through multiple pathways in *Drosophila*. *Genes and Development*, 23(19): 2333–2344.
- Buchon N, Broderick NA, Poidevin M, Pradervand S, Lemaitre B, 2009b. *Drosophila* intestinal response to bacterial infection-activation of host defense and stem cell proliferation. *Cell Host and Microbe*, 5(2): 200–211.
- Casali A, Batlle E, 2009. Intestinal stem cells in mammals and *Drosophila*. *Cell Stem Cell*, 4(2): 124–127.
- Chandler JA, Lang JM, Bhatnagar S, Eisen JA, Kopp A, 2011. Bacterial communities of diverse *Drosophila* species-ecological context of a host-microbe model system. *PLoS Genetics*, 7(9): e1002272.
- Chapman RF, Simpson SJ, Douglas AE, 2013. The Insects: Structure and Function, 5th ed. New York: Cambridge University Press. 1–961.
- Chouaia B, Rossi P, Epis S, Mosca M, Ricci I, Damiani C, Ulissi U, Crotti E, Daffonchio D, Bandi C, Favia G, 2012. Delayed larval development in *Anopheles* mosquitoes deprived of *Asaia* bacterial symbionts. *BMC Microbiology*, 12(Suppl. 1): S2.
- Cox-Foster DL, Conlan S, Holmes EC, Palacios G, Evans JD, Moran NA, Quan PL, Briese T, Hornig M, Geiser DM, Martinson V, van Engelsdorp D, Kalkstein AL, Drysdale A, Hui J, Zhai JH, Cui LW, Hutchison SK, Simons JF, Egholm M, Pettis JS, Lipkin WI, 2007. A metagenomic survey of microbes in honey bee colony collapse disorder. *Science*, 318(5848): 283–287.
- Cronin SJ, Nehme NT, Limmer S, Liegeois S, Pospisilik JA, Schramek D, Leibbrandt A, Simoes RM, Gruber S, Puc U, Ebersberger I, Zoranovic T, Neely GG, Haeseler A, Ferrandon D, Penninger JM, 2009. Genome-wide RNAi screen identifies genes involved in intestinal pathogenic bacterial infection. *Science*, 325(5938): 340–343.
- 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.
- Crotti E, Rizzi A, Chouaia B, Ricci I, Favia G, Alma A, Sacchi L, Bourtzis K, Mandrioli M, Cherif A, Bandi C, Daffonchio D, 2010. Acetic acid bacteria, newly emerging symbionts of insects. *Applied and Environmental Microbiology*, 76(21): 6963–6970.
- Cummings JH, MacFarlane GT, 1997. Role of intestinal bacteria in nutrient metabolism. *Clinical Nutrition*, 16(1): 3–11.
- Douglas AE, 2011. Is the regulation of insulin signaling multi-organism?. *Science Signaling*, 4(203): 46.
- Douglas AE, 1993. The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations. *Ecological Entomology*, 18(1): 31–38.
- Eichler S, Schaub GA, 2002. Development of symbionts in triatomine bugs and the effects of infections with trypanosomatids. *Experimental Parasitology*, 100(1): 17–27.
- Engel P, Martinson VG, Moran NA, 2012. Functional diversity within the simple gut microbiota of the honey bee. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(27): 11002–11007.
- Engel P, Moran NA, 2013a. The gut microbiota of insects: diversity in structure and function. *FEMS Microbiology Reviews*, 37(5): 699–735.
- Engel P, Moran NA, 2013b. Functional and evolutionary insights into the simple yet specific gut microbiota of the honey bee from metagenomic analysis. *Gut Microbes*, 4(1): 60–65.
- Engel P, Stepanauskas R, Moran NA, 2014. Hidden diversity in honey bee gut symbionts detected by single-cell genomics. *PLoS Genetics*, 10(9): pe1004596.
- Erwin TL, 1982. Tropical forests: Their richness in Coleoptera and other Arthropod species. *The Coleopterists Bulletin*, 36(1): 74–75.
- Evans JD, Lopez DL, 2004. Bacterial probiotics induce an immune response in the honey bee (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Economic Entomology*, 97(3): 752–756.
- Forsgren E, Olofsson TC, Vásquez A, Fries I, 2010. Novel lactic acid bacteria inhibiting *Paenibacillus larvae* in honey bee larvae. *Apidologie*, 41(1): 99–108.
- Gallai N, Salles JM, Settele J, Vaissière BE, 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, 68(3): 810–821.
- Guo L, Karpac J, Tran SL, Jasper H, 2014. PGRP-SC2 promotes gut Immune homeostasis to limit commensal dysbiosis and extend lifespan. *Cell*, 156(1/2): 109–122.

- Hehemann JH, Correc G, Barbeyron T, Helbert W, Czjzek M, Michel G, 2010. Transfer of carbohydrate-active enzymes from marine bacteria to Japanese gut microbiota. *Nature*, 464(7290): 908–912.
- Hongoh Y, Sharma VK, Prakash T, Noda S, Taylor TD, Kudo T, Sakaki Y, Toyoda A, Hattori M, Ohkuma M, 2008. Complete genome of the uncultured Termite Group 1 bacteria in a single host protist cell. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(14): 5555–5560.
- Hosokawa T, Kikuchi Y, Fukatsu T, 2007. How many symbionts are provided by mothers, acquired by offspring, and needed for successful vertical transmission in an obligate insect: bacterium mutualism?. *Molecular Ecology*, 16(24): 5316–5325.
- Huang SK, 2011. Honeybee Physiology. Beijing: China Agriculture Press. 1–207. [黄少康, 2011. 蜜蜂生理学. 北京: 中国农业出版社. 1–207.]
- Hughes DP, Pierce NE, Boomsma JJ, 2008. Social insect symbionts: evolution in homeostatic fortresses. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(12): 672–677.
- Ishii K, Hamamoto H, Sekimizu K, 2014. Establishment of a bacterial infection model using the European honeybee, *Apis mellifera* L. *PLoS ONE*, 9(2): e89917.
- Jiang H, Patel PH, Kohlmaier A, Grenley MO, McEwen DG, Edgar BA, 2009. Cytokine/Jak/Stat signaling mediates regeneration and homeostasis in the *Drosophila* midgut. *Cell*, 137(7): 1343–1355.
- Kaltenpoth M, Engl T, 2014. Defensive microbial symbionts in Hymenoptera. *Functional Ecology*, 28(2): 315–327.
- 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.
- Koch H, Schmid-Hempel P, 2011. Socially transmitted gut microbiota protect bumble bees against an intestinal parasite. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(48): 19288–19292.
- Koch H, Schmid-Hempel P, 2012. Gut microbiota instead of host genotype drive the specificity in the interaction of a natural host-parasite system. *Ecology Letters*, 15(10): 1095–1103.
- Köhler T, Dietrich C, Scheffrahn RH, Brune A, 2012. High resolution analysis of gut environment and bacterial microbiota reveals functional compartmentation of the gut in wood-feeding higher termites (*Nasutitermes* spp.). *Applied and Environmental Microbiology*, 78(13): 4691–4701.
- Lemaitre B, Hoffmann J, 2007. The host defense of *Drosophila melanogaster*. *Annual Review of Immunology*, 25: 697–743.
- Li JL, Qin HR, Wu J, Sadd BM, Wang XH, Evans JD, Peng WJ, Chen YP, 2012. The prevalence of parasites and pathogens in Asian honeybees *Apis cerana* in China. *PLoS ONE*, 7(11): e47955.
- Mackie RI, 1997. Gut environment and evolution of mutualistic fermentative digestion//Mackie RI, White BA(eds.). *Gastrointestinal Microbiology*. Chapman and Hall, New York: Springer. 13–35.
- Martinson VG, Moy J, Moran NA, 2012. Establishment of characteristic gut bacteria during development of the honey bee worker. *Applied and Environmental Microbiology*, 78(8): 2830–2840.
- Mattila HR, Rios D, Walker-Sperling VE, Roeselers G, Newton IL, 2012. Characterization of the active microbiotas associated with honey bees reveals healthier and broader communities when colonies are genetically diverse. *PLoS ONE*, 7(3): e32962.
- Nalepa CA, Bignell DE, Bandi C, 2001. Detritivory, coprophagy, and the evolution of digestive mutualisms in Dictyoptera. *Insectes Sociaux*, 48(3): 194–201.
- Nikoh N, Hosokawa T, Oshima K, Hattori M, Fukatsu T, 2011. Reductive evolution of bacterial genome in insect gut environment. *Genome Biology and Evolution*, 3: 702–714.
- Ochman H, Worobey M, Kuo CH, Ndjanga JBN, Peeters M, Hahn BH, Hugenholtz P, 2010. Evolutionary relationships of wild hominids recapitulated by gut microbial communities. *PLoS Biology*, 8(11): e1000546.
- Ohkuma M, Sato T, Noda S, Ui S, Kudo T, Hongoh Y, 2007. The candidate phylum ‘Termite Group 1’ of bacteria—phylogenetic diversity, distribution, and endosymbiont members of various gut flagellated protists. *FEMS Microbiology Ecology*, 60(3): 467–476.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE, 2010. Global pollinator declines—trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(6): 345–353.
- Ricci I, Valzano M, Ulissi U, Epis S, Cappelli A, Favia G, 2012. Symbiotic control of mosquito borne disease. *Pathogens and Global Health*, 106(7): 380–385.
- Rangberg A, Diep DB, Rudi K, Amdam GV, 2012. Paratransgenesis: an approach to improve colony health and molecular insight in honey bees (*Apis mellifera*)? *Integrative and Comparative Biology*, 52(1): 89–99.
- Sabree ZL, Huang CY, Arakawa G, Tokuda G, Lo N, Watanabe H, Moran NA, 2012. Genome shrinkage and loss of nutrient-providing potential in the obligate symbiont of the primitive termite *Mastotermes darwiniensis*. *Applied and Environmental Microbiology*, 78(1): 204–210.
- Shi W, Syrenne R, Sun JZ, Yuan JS, 2010. Molecular approaches to study the insect gut symbiotic microbiota at the ‘omics’ age. *Insect Science*, 17(3): 199–219.
- Shin SC, Kim SH, You H, Kim B, Kim AC, Lee KA, Yoon JH, Ryu JH, Lee WJ, 2011. *Drosophila* microbiome modulates host developmental and metabolic homeostasis via insulin signaling. *Science*, 334(6056): 670–674.
- Storelli G, Defaye A, Erkosar B, Hols P, Royet J, Leulier F, 2011. *Lactobacillus plantarum* promotes *Drosophila* systemic growth by modulating hormonal signals through TOR-dependent nutrient sensing. *Cell Metabolism*, 14(3): 403–414.
- Thong-On A, Suzuki K, Noda S, Inoue JI, Kajiwarra S, Ohkuma M,

2012. Isolation and characterization of anaerobic bacteria for symbiotic recycling of uric acid nitrogen in the gut of various termites. *Microbes and Environments*, 27(2): 186–192.
- Walter J, Britton RA, Roos S, 2011. Host-microbial symbiosis in the vertebrate gastrointestinal tract and the *Lactobacillus reuteri* paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108 (Suppl. 1): 4645–4652.
- Wong CNA, Ng P, Douglas AE, 2011. Low-diversity bacterial community in the gut of the fruitfly *Drosophila melanogaster*. *Environmental Microbiology*, 13(7): 1889–1900.
- Woodbury N, Gries G, 2013. Firebrats, *Thermobia domestica*, aggregate in response to the microbes *Enterobacter cloacae* and *Mycotypha microspora*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 147(2): 154–159.
- Woodbury N, Moore M, Gries G, 2013. Horizontal transmission of the microbial symbionts *Enterobacter cloacae* and *Mycotypha microspora* to their firebrat host. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 147(2): 160–166.
- Yun JH, Roh SW, Whon TW, Jung MJ, Kim MS, Park DS, Yoon C, Nam YD, Kim YJ, Choi JH, Kim JY, Shin NR, Kim SH, Lee WJ, Bae JW, 2014. Insect gut bacterial diversity determined by environmental habitat, diet, developmental stage, and phylogeny of host. *Applied and Environmental Microbiology*, 80(17): 5254–5264.



枸杞木虱 *Poratrioza sinica* Yang et Li 成虫

枸杞木虱隶属于半翅目 Hemiptera 木虱科 Psyllidae, 是危害枸杞的重要害虫, 以成虫、若虫刺吸叶片组织, 吸食汁液导致叶片枯黄、树势衰弱、果实发育不良、品质下降。枸杞木虱成虫体长 3.6~4.0 mm, 体黄褐至黑褐色, 具橙黄色斑纹。额前具乳头状颊突 1 对, 复眼赤褐色, 触角的基节和末节黑色, 其余黄色。前胸背板黄褐色至黑褐色。小盾片黄褐色。腹部背面褐色, 近基部具 1 明显白色横带。翅透明。枸杞木虱以成虫在土缝、落叶及树皮缝内越冬。早春成虫出蛰后在枸杞枝叶上刺吸取食、交尾、产卵。每年发生 3~4 代, 世代重叠严重。该虫在我国的宁夏、甘肃、内蒙古、新疆、陕西等省区均有分布, 是许多地区枸杞的主要害虫。照片拍摄于宁夏回族自治区的中宁县。

(张润志 中国科学院动物研究所)