



入侵斑潜蝇体内细菌群落研究现状与展望^{*}

朱玉溪^{1**} 王欣宇¹ 潘龙其² 常亚文¹ 杜予州^{1***}

(1. 扬州大学植物保护学院, 扬州 225009; 2. 国家植物保护枝江观测实验站, 宜昌 443004)

摘要 昆虫与体内微生物在长期的共进化过程中形成复杂的共生关系, 尤其对许多入侵昆虫而言, 其共生微生物通过调控宿主生物学表型和生态适应等方式, 影响宿主的扩散和灾变; 反之, 在入侵过程中, 宿主基因型与环境等因素可能重塑其宿主微生物类群及其功能。解析入侵昆虫微生物群落的构建及功能演替是了解宿主入侵扩散和暴发成灾机制的基础。斑潜蝇是一类为害观赏和蔬菜作物的世界性害虫, 其中三叶斑潜蝇 *Liriomyza trifolii*、美洲斑潜蝇 *Liriomyza sativae* 和南美斑潜蝇 *Liriomyza huidobrensis* 已成为我国重要的外来入侵害虫, 对我国观赏和蔬菜作物生产造成严重威胁。本文对斑潜蝇细菌微生物群落的多样性、组成、构建机制及功能等方面的研究进展进行综述和展望, 旨在为深入了解入侵斑潜蝇与细菌群落的互作, 以及为开发基于共生细菌的害虫绿色高效防治新手段提供新视角。

关键词 斑潜蝇; 细菌群落; 共生菌; 群落构建

Review of research on the bacterial community of invasive leaf miners

ZHU Yu-Xi^{1**} WANG Xin-Yu¹ PAN Long-Qi² CHANG Ya-Wen DU Yu-Zhou^{1***}

(1. College of Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China;

2. National Agricultural Experimental Station for Plant Protection, Zhijiang, Yichang 443004, China)

Abstract Insects and microbes have established complex symbiotic relationships during their long co-evolutionary history. Host-associated microbiota can affect the spread and outbreaks of their hosts by manipulating host phenotype or ecological adaptation, especially in invasive pest species. In turn, both host genotypes and environmental factors shape the structure and function of host-microbiota during the invasion process. Thus, understanding the processes that drive the leaf miner microbiotic assembly is imperative for understanding the invasion process and potential for damage of this invasive species. Leaf miner *Liriomyza* flies cause severe damage to numerous ornamental and vegetable crops. Three highly polyphagous leaf miner species, *L. trifolii*, *L. sativae* and *L. huidobrensis*, have now spread to multiple regions of China and have become the dominant pest of numerous ornamental and vegetable crops, posing a major threat to agricultural production. In this paper, we summarize current research on the status, diversity, composition, community assembly and function, of the bacterial microbiota of invasive leaf miners. This information provides a foundation for understanding interactions between leaf miners and their bacterial microbiota, and for designing environmentally-friendly, efficient pest control strategies by targeting these endosymbionts.

Key words leaf miner; bacterial community; symbiotic bacteria; community assembly

昆虫体内蕴藏着丰富的细菌、真菌、古菌和病毒等微生物类群, 经过长期的共进化, 微生物与其宿主产生了千丝万缕的联系 (Robinson *et al.*,

2010; Moran *et al.*, 2019)。其中, 细菌微生物在宿主的生理、生态及进化中发挥着至关重要的作用 (Feldhaar, 2011; Douglas, 2015; Francoeur

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (31901888); 国家植物保护枝江观测实验站项目 (NAES022PP02)

**第一作者 First author, E-mail: yuxizhu@yzu.edu.cn

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: yzdu@yzu.edu.cn

收稿日期 Received: 2022-06-27; 接受日期 Accepted: 2022-09-05

et al., 2020; Lemoine *et al.*, 2020; Jang and Kikuchi, 2020; 王渭霞等, 2021)。近年来, 随着宏基因组、微生物组学等技术的快速发展, 对昆虫共生微生物的研究受到越来越多的关注。目前, 对果蝇、烟粉虱、蚜虫、飞虱和蜜蜂等重要经济昆虫共生微生物的研究较为深入 (Jing *et al.*, 2014; Martinson *et al.*, 2017; Adair *et al.*, 2018; Zheng *et al.*, 2019a; Bing *et al.*, 2020; Wu *et al.*, 2021; Zhang *et al.*, 2022)。研究昆虫共生微生物对有益昆虫的保护利用, 以及对了解有害昆虫的成灾机制和制定综合防控策略具有重要的科学价值。

斑潜蝇 *Liriomyza* 隶属昆虫纲 Insecta、双翅目 Diptera、潜蝇科 Agromyzidae, 是一类为害观赏和蔬菜作物的世界性重要害虫, 一些斑潜蝇种类被许多国家列入检疫性害虫名录 (Parrella, 1987)。自 20 世纪 80 年代以来, 美洲斑潜蝇 *Liriomyza sativae*、南美斑潜蝇 *L. huidobrensis* 和三叶斑潜蝇 *L. trifolii* 入侵我国后快速扩散, 现已成为我国许多地区豆科、茄科、葫芦科和十字花科等多种蔬菜上的优势害虫 (Kang *et al.*, 2009; 常亚文等, 2016; Wan and Yang, 2016; Gao *et al.*, 2017)。鉴于昆虫共生微生物的广泛分布、生态重要性及在害虫防控中的潜在应用价值, 了解斑潜蝇细菌群落多样性、组成、构建机制及其功能等方面的研究进展, 将为斑潜蝇与细菌的互作及

靶向共生菌的害虫防治提供新视角。

1 几种入侵斑潜蝇的全球分布及经济重要性

斑潜蝇主要分布于世界温带地区, 迄今已记载 300 余种, 其中 23 种具有经济重要性 (Parrella, 1987)。我国是世界上蔬菜潜叶蝇类害虫危害最严重的国家之一, 其中入侵我国的斑潜蝇主要有美洲斑潜蝇、三叶斑潜蝇、南美斑潜蝇和番茄斑潜蝇 *L. bryoniae* 等 (万方浩等, 2015; 潘立婷等, 2019; 张起恺等, 2021), 它们广泛分布于世界各地 (图 1)。斑潜蝇主要以幼虫潜叶为害, 影响作物的光合作用, 而且幼虫的潜道及成虫取食孔易受病原菌的侵染, 使植株染病 (万方浩等, 2015)。此外, 斑潜蝇具有个体小、寄主种类多、繁殖快、环境适应性强及易产生抗药性等特点, 为其防治带来极大挑战, 常造成“小虫成大灾”的现象 (万方浩等, 2015)。近年来, 随着我国蔬菜种植结构的调整及农药不合理使用等问题, 斑潜蝇严重影响我国许多地区设施蔬菜作物的产量与品质, 已成为制约我国蔬菜及花卉产业发展的重要因素 (张友军等, 2013; 王禹程等, 2020; 常亚文等, 2021)。

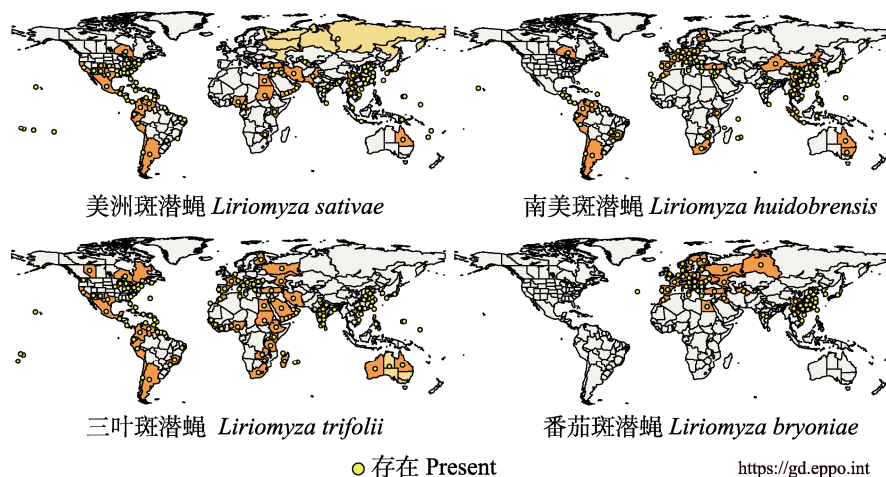


图 1 4 种重要入侵斑潜蝇在世界范围内的分布

Fig. 1 The distribution of the four invasion leaf miner in worldwide

数据来源于欧洲和地中海植物保护组织 (EPPO) 全球数据库 (截止日期: 2022 年 5 月)。

Data from European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) global database (deadline: May, 2022).

2 斑潜蝇体内细菌群落的多样性及组成

虽然斑潜蝇分布广泛且在农业生产中具有

极其重要的经济价值, 但对其体内共生微生物的研究相对匮乏 (表 1)。研究发现, 多种斑潜蝇感染内共生菌 *Wolbachia*, 包括三叶斑潜蝇、南美斑潜蝇、甘蓝斑潜蝇 *L. brassicae*、葱斑潜蝇 *L. chinensis* 和荆芥斑潜蝇 *L. chenopodii* 等, 在不

表 1 斑潜蝇体内细菌群落的组成

Table 1 The composition of bacterial community in leaf miner

斑潜蝇种类 Leaf miner species	国家 Country	鉴定方法 Identification methods	优势细菌或内共生细菌 Dominant bacteria or endosymbiont	参考文献 References
南美斑潜蝇 <i>Liriomyza huidobrensis</i>	中国 China	16S rRNA 高通量测序 16S rRNA high-throughput sequencing	沃尔巴克氏体, 劳尔氏菌, 鞘氨醇单胞菌 <i>Wolbachia</i> , <i>Ralstonia</i> , <i>Sphingomonas</i>	Zhu <i>et al.</i> , 2022a
三叶斑潜蝇 <i>L. trifolii</i>	中国 China	16S rRNA 高通量测序 16S rRNA high-throughput sequencing	劳尔氏菌, 鞘氨醇单胞菌, 叶杆菌 <i>Ralstonia</i> , <i>Sphingomonas</i> , <i>Phyllobacterium</i>	Zhu <i>et al.</i> , 2022a
美洲斑潜蝇 <i>L. sativae</i>	中国 China	16S rRNA 高通量测序 16S rRNA high-throughput sequencing	劳尔氏菌, 茎菌属, 鞘氨醇单胞菌 <i>Ralstonia</i> , <i>Caulobacter</i> , <i>Sphingomonas</i>	Zhu <i>et al.</i> , 2022a
葱斑潜蝇 <i>L. chinensis</i>	中国 China	16S rRNA 高通量测序 16S rRNA high-throughput sequencing	劳尔氏菌, 鞘氨醇单胞菌, 红球菌 <i>Ralstonia</i> , <i>Sphingomonas</i> , <i>Rhodococcus</i>	Zhu <i>et al.</i> , 2022a
美洲斑潜蝇 <i>L. sativae</i>	东帝汶, 越南, 澳大利亚 Timor-Leste, Vietnam, Australia	诊断性聚合酶链反应 Diagnostic polymerase chain reaction	沃尔巴克氏体 (wLsatA, wLsatB, wLsatC, wLsatD 株系) <i>Wolbachia</i> (wLsatA, wLsatB, wLsatC, wLsatD strains)	Xu <i>et al.</i> , 2021
三叶斑潜蝇 <i>L. trifolii</i>	美国, 肯尼亚, 日本, 东帝汶, 斐济 USA, Kenya, Japan, Timor-Leste, Fiji	诊断性聚合酶链反应 Diagnostic polymerase chain reaction	沃尔巴克氏体 (wLtriA, wLtriD 株系) <i>Wolbachia</i> (wLtriA, wLtriD strains)	Xu <i>et al.</i> , 2021
南美斑潜蝇 <i>L. huidobrensis</i>	印度尼西亚, 肯尼亚, 澳大利亚 Indonesia, Kenya, Australia	诊断性聚合酶链反应 Diagnostic polymerase chain reaction	沃尔巴克氏体 (wLhuiA 株系) <i>Wolbachia</i> (wLhuiA strains)	Xu <i>et al.</i> , 2021
番茄斑潜蝇 <i>L. bryoniae</i>	荷兰, 日本 Netherlands, Japan	诊断性聚合酶链反应 Diagnostic polymerase chain reaction	沃尔巴克氏体 (wLbryA, wLbryB 株系) <i>Wolbachia</i> (wLbryA, wLbryB strains)	Xu <i>et al.</i> , 2021
葱斑潜蝇 <i>L. chinensis</i>	印度尼西亚 Indonesia	诊断性聚合酶链反应 Diagnostic polymerase chain reaction	沃尔巴克氏体 (wLchiA 株系) <i>Wolbachia</i> (wLchiA strain)	Xu <i>et al.</i> , 2021
甘蓝斑潜蝇 <i>L. brassicae</i>	东帝汶, 澳大利亚 Timor-Leste, Australia	诊断性聚合酶链反应 Diagnostic polymerase chain reaction	沃尔巴克氏体 (wLsatA 株系) <i>Wolbachia</i> (wLsatA strain)	Xu <i>et al.</i> , 2021
荆芥斑潜蝇 <i>L. chenopodii</i>	澳大利亚 Australia	诊断性聚合酶链反应 Diagnostic polymerase chain reaction	沃尔巴克氏体 (wLsatA 株系) <i>Wolbachia</i> (wLsatA strain)	Xu <i>et al.</i> , 2021
三叶斑潜蝇 <i>L. trifolii</i>	日本 Japan	诊断性聚合酶链反应 Diagnostic polymerase chain reaction	沃尔巴克氏体 <i>Wolbachia</i>	Tagami <i>et al.</i> , 2006; Hidayanti <i>et al.</i> , 2022

同斑潜蝇或同一斑潜蝇不同地理种群个体中,共生菌 *Wolbachia* 种类及感染频率存在较大差异 (Tagami *et al.*, 2006; Xu *et al.*, 2021)。Xu 等 (2021) 对多种斑潜蝇体内 *Wolbachia* 系统发育研究发现,斑潜蝇体内 *Wolbachia* 主要属于 A、B 大类;斑潜蝇共生菌 *Wolbachia* 主要以母系遗传的方式垂直传播,此外,*Wolbachia* 在不同种类斑潜蝇自然种群中可能存在频繁的水平传播现象。

近期,通过 16S rRNA 高通量测序分析,系统调查了我国 43 个地理种群的 4 种斑潜蝇 (葱斑潜蝇、南美斑潜蝇、美洲斑潜蝇和三叶斑潜蝇) 310 头个体细菌群落,结果发现,4 种斑潜蝇细菌群落的多样性、组成及其网络结构存在显著差异 (Zhu *et al.*, 2022a)。有趣的是,本地种葱斑潜蝇细菌多样性显著高于三叶斑潜蝇、美洲斑潜蝇和南美斑潜蝇 3 种入侵种。因此,我们推测入侵斑潜蝇在扩散过程中,受宿主或环境等生物或非生物因子的影响,其细菌群落多样性降低 (Zhu *et al.*, 2022a)。对 4 种斑潜蝇细菌群落组成研究发现,在门分类水平上,4 种斑潜蝇的优势菌群为变形菌门 Proteobacteria、放线菌门 Actinobacteria 和厚壁菌门 Firmicutes,这 3 大类细菌也是大多数昆虫体内的优势菌群 (Santos-Garcia *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2022),然而这些菌群的相对丰度在不同斑潜蝇种类或不同昆虫物种中存在较大差异;在属分类水平上,4 种斑潜蝇体内均含有劳尔氏菌 *Ralstonia* 和鞘氨醇单胞菌 *Sphingomonas* 等优势细菌属,但沃尔巴克氏体 *Wolbachia*、叶杆菌 *Phyllobacterium*、茎菌属 *Caulobacter* 和红球菌 *Rhodococcus* 分别在南美斑潜蝇、三叶斑潜蝇、美洲斑潜蝇和葱斑潜蝇体内具有较高的丰度 (Zhu *et al.*, 2022a)。这些研究结果表明斑潜蝇细菌群落的多样性及组成存在宿主特异性;对于同一种斑潜蝇,不同地理种群虫体内细菌群落存在时空差异,暗示斑潜蝇细菌群落形成与宿主基因型及环境条件密切相关。

3 斑潜蝇体内细菌群落的构建及影响因素

节肢动物细菌群落的多样性及组成通常受

多种生物与非生物因素的驱动,包括宿主特征 (基因型、性别和发育阶段等)、食物、抗生素、环境因子 (地理和气候等) 及特定共生菌间的互作等 (Martinson *et al.*, 2017; Zhu *et al.*, 2018; Mallott and Amato, 2021)。目前,在大多数昆虫共生微生物的研究中,宿主基因型和食物等确定性因素是塑造宿主微生物群落的决定性因素 (Adair *et al.*, 2020)。Zhu 等 (2022a) 研究发现斑潜蝇细菌群落的组成与多样性与宿主种类、寄主植物、地理和气候等环境因子密切相关 (图 2),其中宿主在驱动斑潜蝇微生物组成过程中起主导作用,这可以部分解释斑潜蝇细菌群落表现出种特异性 (Species specificity)。此外,大量研究发现食物可通过引入新物种和提供特定的营养物质来改变微生物群的组成和活性,通过营养过剩和饥饿来选择某些微生物的富集或消耗,影响宿主的微生物组成 (Bright and Bulgheresi, 2010)。前期有研究发现,昆虫体内微生物部分来源于其食物或环境微生物 (Hannula *et al.*, 2019; Keller *et al.*, 2021),在昆虫取食或直接接触过程中,通过水平转移的方式进入昆虫体内,由于宿主的特异性选择作用,并不是所有外源细菌均能在宿主体内定殖下来 (Adair and Douglas, 2017)。斑潜蝇体内仅有 8.81% 的细菌可能来源于其叶片,其体内大多数微生物的来源未知,表明斑潜蝇微生物群落构建的复杂性 (Zhu *et al.*, 2022a)。

从生态视角出发,中性理论 (Neutral theory) 强调随机性过程在群落构建中的作用 (Zhou and Ning, 2017; McDonald *et al.*, 2020; Coyte *et al.*, 2021)。昆虫微生物群落的构建由随机性 (Stochasticity) 和确定性过程 (Determinism) 协同驱动 (Ge *et al.*, 2021; Zhu *et al.*, 2022a, 2022b)。我们近期通过构建中性模型 (Neutral model) 和零模型 (Null model) 的研究,揭示了异质选择 (Variable selection) 等确定性过程在斑潜蝇细菌群落构建中起主导作用,而漂移 (Drift) 等随机过程的作用相对较弱;不同生态过程,包括同质选择 (Homogenizing selection)、异质选择、均质扩散 (Homogenizing dispersal)、扩散限制 (Dispersal limitation) 和漂移等对细菌

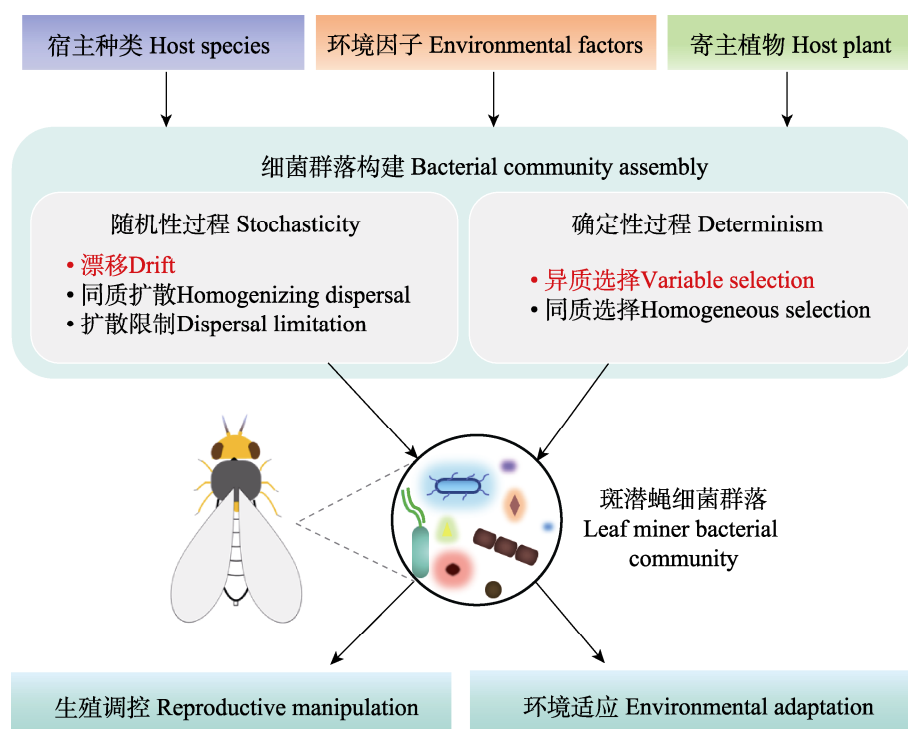


图 2 斑潜蝇体内细菌群落的构建及潜在功能示意图 (改自 Zhu *et al.*, 2022a)

Fig. 2 Schematic diagram of bacterial community assembly and the potential function in leaf miner (adapted from Zhu *et al.*, 2022a)

群落构建的相对贡献与宿主种类密切相关,而与宿主环境因子无显著关系,说明宿主改变细菌群落构建的生态过程,进而塑造特异的斑潜蝇菌群落格局 (Zhu *et al.*, 2022a)。因此,在昆虫细菌群落共同进化历史中,随机过程往往是驱动共同进化的主要力量,而确定性过程决定了共同进化的方向 (Ge *et al.*, 2021; Zhu *et al.*, 2022a, 2022b)。

4 斑潜蝇体内细菌的功能

在果蝇、烟粉虱、蚜虫及叶螨等节肢动物中,多种共生细菌,如布赫纳氏菌 *Buchnera*、沃尔巴克氏体 *Wolbachia*、螺原体 *Spiroplasma*、*Cardinium*、沙雷氏菌 *Serratia* 和 *Hamiltonella* 等,参与调控宿主对环境胁迫的抗逆性、为宿主提供营养、操纵宿主生殖、影响宿主食物利用、调控植物生理或帮助宿主逃避天敌和有害生物的侵害等,直接或间接影响宿主的分布和扩散 (Feldhaar, 2011; Lu *et al.*, 2016; Lemoine *et al.*, 2020)。迄今对于斑潜蝇体内细菌功能的研究很

少,主要集中在共生菌 *Wolbachia* 对斑潜蝇生殖操纵等方面。

Wolbachia 是节肢动物中分布最普遍的母系遗传胞内共生菌之一,感染约 66% 的昆虫物种,通过细胞质不亲和 (Cytoplasmic incompatibility, CI)、孤雌生殖 (Parthenogenesis)、杀雄 (Male-killing) 和雌性化 (Feminization) 等方式调控宿主的生殖及适合度 (Werren *et al.*, 2008)。在斑潜蝇中,共生菌 *Wolbachia* 诱导三叶斑潜蝇和甘蓝斑潜蝇 *L. brassicae* 等宿主 CI,其 CI 强度与宿主的种类相关 (Tagami *et al.*, 2006; Xu *et al.*, 2021)。

此外, *Wolbachia* 还参与调控宿主的免疫、解毒、营养代谢、环境适应以及宿主-植物互作等 (Ju *et al.*, 2020; Ren *et al.*, 2020; Zhu *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2021; Zhu *et al.*, 2021)。例如,感染共生菌 *Wolbachia* 的苹果潜叶蛾 *Phyllonorycter blancardella* 取食苹果叶片,可以延缓苹果叶片的衰老,在发黄的叶片表面形成绿色斑块,为昆虫提供更多的营养,这种“绿岛表

型 (Green-islands)”的形成与 *Wolbachia* 分泌的细胞分裂素有关 (Kaiser *et al.*, 2010)。在另一项研究中, *Wolbachia* 可通过调控截形叶螨 *Tetranychus truncatus* 的温度偏好及温度响应基因的表达, 进而影响宿主的温度适应性 (Zhu *et al.*, 2021)。对于许多入侵害虫而言, 宿主对入侵地的环境适应是决定其种群的定殖、扩散和暴发能力的关键, 共生菌可能直接或间接地调控入侵昆虫的环境适应 (万方浩等, 2015; Lu *et al.*, 2016; Corbin *et al.*, 2017; Raza *et al.*, 2020)。南美斑潜蝇主要分布在我国高纬度高寒地区, 表现出较强的耐寒性 (张君怡等, 2021)。我们研究发现南美斑潜蝇种群中普遍感染的核心共生菌 *Wolbachia* 与宿主耐寒性密切相关, 共生菌在斑潜蝇宿主的环境适应性作用及机制有待进一步研究。

5 展望

近年来, 随着分子生物学技术的快速发展, 对昆虫共生微生物的研究不断深入。虽然近期的研究对几种重要斑潜蝇细菌群落的多样性、组成及构建机制等方面取得一些进展, 但与蚜虫、果蝇、烟粉虱和蜜蜂等其它重要经济昆虫相比, 有关斑潜蝇细菌微生物的研究仍然匮乏。斑潜蝇是研究入侵昆虫微生物的模式昆虫, 针对斑潜蝇体内细菌群落研究现状, 未来的研究可围绕以下几个方面开展:

(1) 在更多时空维度上探究斑潜蝇细菌群落的形成和进化。昆虫个体的微生物理论上来源于周围“区域微生物池 (Regional microbes pool)” (Adair and Douglas, 2017)。由于昆虫个体的生理条件, 以及细菌间对空间及营养的竞争作用, 很多细菌不能定殖在昆虫个体。Zhu 等 (2022a) 通过细菌的溯源分析, 初步明确了细菌在“斑潜蝇-叶-根-土壤”连续体上的转移, 但后期的研究需要进一步通过对特殊细菌标记的方法, 实验验证斑潜蝇共生细菌在不同连续体间的传播模式。在宿主与细菌共进化的视角, Brooks 等 (2016) 提出宿主与共生菌微生物的“系统发育共生关系 (Phylosymbiosis)”模式, 即不同物种菌群的相

似度反映宿主的系统发育关系, 也就是说动物物种形成事件通常是由微生物组成反映出来的, 与宿主关系更近的个体拥有更多相似的微生物。这种模式在物种内部和物种之间都适用, 前期研究发现同一物种的成员比不同物种的成员表现出更多相似的肠道微生物 (Bordenstein and Theis, 2015; Moran and Sloan, 2015; Brooks *et al.*, 2016)。Zhu 等 (2022a) 比较 4 种斑潜蝇其宿主与细菌群落的系统发育模型, 并不支持“系统发育共生关系”模式。造成这种变异的原因, 可能与斑潜蝇共生微生物群落的构建机制相关, 随机漂移导致了微生物的多样性和变异。未来的研究, 需要从更多时空维度上探究多种斑潜蝇细菌群落的形成和进化。

(2) 深入探究斑潜蝇细菌功能及作用机制。Lu 等 (2016) 系统综述了入侵昆虫共生微生物在宿主传入、定殖、扩散和暴发中的潜在作用, 可能涉及共生菌的营养供给、生殖调控、寄主植物利用、调控植物生理、保护宿主免受病原菌和有害物质的侵害等方式。随着对昆虫共生微生物的认识不断深入, 对其共生微生物功能的挖掘从未间断。目前, 对于斑潜蝇细菌微生物的研究主要聚焦在其内共生菌 *Wolbachia* 的生殖调控作用 (Tagami *et al.*, 2006; Xu *et al.*, 2021), 对其生殖调控的分子机制还需进一步探究。在斑潜蝇的入侵过程中, 面对新的环境及食物资源, 可遗传共生菌 *Wolbachia* 是否涉及宿主的环境适应、对寄主植物的利用等过程尚不清楚。此外, 在入侵地不利环境的胁迫下, 共生菌基因组可能会发生快速适应性进化 (Moran *et al.*, 2008), 斑潜蝇体内共生菌的功能随环境变化的演替动态及机制尚不清楚。我们研究还发现斑潜蝇共生菌间存在紧密的相互作用 (Zhu *et al.*, 2022a), 共生菌与其它微生物间是否存在协同调控作用 (Brinker *et al.*, 2019), 除核心共生微生物外, 丰度较低的细菌是否存在功能冗余现象, 这一问题需要进一步研究。

(3) 基于共生菌的斑潜蝇区域性绿色防控技术开发及应用。母系遗传共生菌 *Wolbachia* 广泛存在于多种昆虫体内, 调控宿主的生殖及适合度, 是一种新型、高效、绿色环保的潜在生防因

子 (Zabalou *et al.*, 2004; Nikolouli *et al.*, 2018; Mateos *et al.*, 2020)。近年来, 基于 *Wolbachia* 诱导宿主胞质不亲和性, 通过种群替换 (Population replacement) 或种群压制 (Population suppression) 策略, 开发出防控蚊媒及蚊媒病的新技术 (Zheng *et al.*, 2019b)。目前, 基于沃尔巴克氏体的蚊媒控制策略已在澳大利亚、美国、墨西哥、巴西、印度、新加坡和中国等国被应用于预防和控制登革热和寨卡病等蚊媒传染病的野外试验, 并取得显著进展 (Dutra *et al.*, 2016; Zheng *et al.*, 2019b)。这些开拓性研究不仅对全球热带蚊媒病的防控产生深远影响, 也为农业害虫的绿色防控提供了新思路。近期, 我国学者首次通过显微注射技术, 获得感染 *Wolbachia* 且诱导宿主强 CI 的褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 虫株, 实验室内释放感染 *Wolbachia* 的褐飞虱雄虫, 诱导后代胞质不亲和, 抑制褐飞虱种群数量; 同时, *Wolbachia* 感染阻碍了水稻病毒在褐飞虱体内的复制与传播, 达到“一箭双雕”的防控效果 (Gong *et al.*, 2020)。虽然利用 *Wolbachia* 技术防控农业害虫的田间应用尚处于初步阶段, 但可以预测, *Wolbachia* 技术用于重要经济害虫的区域性控制, 具有独特的优势和巨大的潜力。目前, 对于斑潜蝇的防治, 主要使用化学农药、寄生蜂等防治手段, 由于斑潜蝇虫体小、繁殖力强、易产生抗药性、入侵之初天敌控制乏力, 传统防治手段存在一定局限性, 迫切需要开发新型绿色高效防控技术。共生菌 *Wolbachia* 诱导三叶斑潜蝇 CI, 且三叶斑潜蝇自然种群中感染率较低, 此外, 斑潜蝇成虫的为害较小, 且大多数在温室内, 环境条件较为稳定。因此, 借鉴蚊媒害虫及农业害虫的共生菌防控策略, 采用 *Wolbachia* 技术区域性防控斑潜蝇具有现实可行性。

参考文献 (References)

- Adair KL, Bost A, Bueno E, Kaunisto S, Kortet R, Peters-Schulze G, Martinson VG, Douglas AE, 2020. Host determinants of among-species variation in microbiome composition in drosophilid flies. *The ISME Journal*, 14(1): 217–229.
- Adair KL, Douglas AE, 2017. Making a microbiome: The many determinants of host-associated microbial community composition. *Current Opinion in Microbiology*, 35: 23–29.
- Adair KL, Wilson M, Bost A, Douglas AE, 2018. Microbial community assembly in wild populations of the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *The ISME Journal*, 12(4): 959–972.
- Bing XL, Zhao DS, Peng CW, Huang HJ, Hong XY, 2020. Similarities and spatial variations of bacterial and fungal communities in field rice planthopper (Hemiptera: Delphacidae) populations. *Insect Science*, 27(5): 947–963.
- Bordenstein SR, Theis KR, 2015. Host biology in light of the microbiome: Ten principles of holobionts and hologenomes. *PLoS Biology*, 13(8): e1002226.
- Bright M, Bulgheresi S, 2010. A complex journey: Transmission of microbial symbionts. *Nature Reviews Microbiology*, 8(3): 218–230.
- Brinker P, Fontaine MC, Beukeboom LW, Salles JF, 2019. Host, symbionts, and the microbiome: The missing tripartite interaction. *Trends in Microbiology*, 27(6): 480–488.
- Brooks AW, Kohl KD, Brucker RM, van Opstal EJ, Bordenstein SR, 2016. Phyllosymbiosis: Relationships and functional effects of microbial communities across host evolutionary history. *PLoS Biology*, 14(11): e2000225.
- Chang YW, Shen Y, Dong CS, Gong WR, Tian ZH, Du YZ, 2016. Population dynamics of *Liriomyza trifolii* and *Liriomyza sativae* in Jiangsu. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(4): 884–891. [常亚文, 沈媛, 董长生, 龚伟荣, 田子华, 杜予州, 2016. 江苏地区三叶斑潜蝇和美洲斑潜蝇的发生危害及种群动态. *应用昆虫学报*, 53(4): 884–891.]
- Chang YW, Wang YC, Gong WR, Du YZ, 2021. Research progress in the molecular mechanism of interspecific competition and substitution of leaf miner flies *Liriomyza* species under the influence of temperature. *Journal of Plant Protection*, 48(6): 1199–1207. [常亚文, 王禹程, 龚伟荣, 杜予州, 2021. 温度影响下斑潜蝇种间竞争取代的分子机制研究进展. *植物保护学报*, 48(6): 1199–1207.]
- Corbin C, Heyworth ER, Ferrari J, Hurst GD, 2017. Heritable symbionts in a world of varying temperature. *Heredity*, 118(1): 10–20.
- Coyte KZ, Rao C, Rakoff-Nahoum S, Foster KR, 2021. Ecological rules for the assembly of microbiome communities. *PLoS Biology*, 19(2): e3001116.
- Douglas AE, 2015. Multiorganismal insects: Diversity and function of resident microorganisms. *Annual Review of Entomology*, 60: 17–34.
- Dutra HLC, Rocha MN, Dias FBS, Mansur SB, Caragata EP, Moreira LA, 2016. *Wolbachia* blocks currently circulating Zika virus isolates in Brazilian *Aedes aegypti* mosquitoes. *Cell Host & Microbe*, 19(6): 771–774.
- Feldhaar H, 2011. Bacterial symbionts as mediators of ecologically important traits of insect hosts. *Ecological Entomology*, 36(5): 533–543.
- Francoeur CB, Khadempour L, Moreira-Soto RD, Gotting K, Book

- AJ, Pinto-Tomás AA, Keefover-Ring K, Currie CR, 2020. Bacteria contribute to plant secondary compound degradation in a generalist herbivore system. *mBio*, 11(5): e02146–20.
- Gao Y, Reitz S, Xing Z, Ferguson S, Lei Z, 2017. A decade of leafminer invasion in China: Lessons learned. *Pest Management Science*, 73(9): 1775–1779.
- Ge Y, Jing Z, Diao Q, He JZ, Liu YJ, 2021. Host species and geography differentiate honeybee gut bacterial communities by changing the relative contribution of community assembly processes. *mBio*, 12(3): e00751–21.
- Gong JT, Li YJ, Li TP, Liang YK, Hu LC, Zhang DJ, Zhou CY, Yang C, Zhang X, Zha SS, Duan XZ, Baton LA, Hong XY, Hoffmann AA, Xi ZY, 2020. Stable introduction of plant-virus-inhibiting *Wolbachia* into planthoppers for rice protection. *Current Biology*, 30(24): 4837–4845.
- Hannula SE, Zhu F, Heinen R, Bezemer TM, 2019. Foliar-feeding insects acquire microbiomes from the soil rather than the host plant. *Nature Communications*, 10: 1254.
- Hidayanti AK, Gazali A, Tagami Y, 2022. Effect of quorum sensing inducers and inhibitors on cytoplasmic incompatibility induced by *Wolbachia* (Rickettsiales: Anaplasmataceae) in American serpentine leafminer (Diptera: Agromyzidae): Potential tool for the incompatible insect technique. *Journal of Insect Science*, 22(1): 8.
- Jang S, Kikuchi Y, 2020. Impact of the insect gut microbiota on ecology, evolution, and industry. *Current Opinion in Insect Science*, 41: 33–39.
- Jing XF, Wong ACN, Chaston JM, Colvin J, McKenzie CL, Douglas AE, 2014. The bacterial communities in plant phloem-sap-feeding insects. *Molecular Ecology*, 23(6): 1433–1444.
- Ju JF, Bing XL, Zhao DS, Guo Y, Xi ZY, Hoffmann AA, Zhang KJ, Huang HJ, Gong JT, Zhang X, Hong XY, 2020. *Wolbachia* supplement biotin and riboflavin to enhance reproduction in planthoppers. *The ISME Journal*, 14(3): 676–687.
- Kaiser W, Huguet E, Casas J, Commin C, Giron D, 2010. Plant green-island phenotype induced by leaf-miners is mediated by bacterial symbionts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1692): 2311–2319.
- Kang L, Chen B, Wei JN, Liu TX, 2009. Roles of thermal adaptation and chemical ecology in *Liriomyza* distribution and control. *Annual Review of Entomology*, 54: 127–145.
- Keller A, McFrederick QS, Dharampal P, Steffan S, Danforth BN, Leonhardt SD, 2021. (More than) Hitchhikers through the network: The shared microbiome of bees and flowers. *Current Opinion in Insect Science*, 44: 8–15.
- Lemoine MM, Engl T, Kaltenpoth M, 2020. Microbial symbionts expanding or constraining abiotic niche space in insects. *Current Opinion in Insect Science*, 39: 14–20.
- Liu YP, Xu LT, Zhang ZQ, Huang ZY, Fang DX, Zheng XL, Yang ZD, Lu M, 2022. Isolation, identification, and analysis of potential functions of culturable bacteria associated with an invasive gall wasp, *Leptocybe invasa*. *Microbial Ecology*, 83(1): 151–166.
- Lu M, Hulcr J, Sun J, 2016. The role of symbiotic microbes in insect invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47: 487–505.
- Mallott EK, Amato KR, 2021. Host specificity of the gut microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, 19(10): 639–653.
- Martinson VG, Douglas AE, Jaenike J, 2017. Community structure of the gut microbiota in sympatric species of wild *Drosophila*. *Ecology Letters*, 20(5): 629–639.
- Mateos M, Martínez Montoya H, Lanzavecchia SB, Conte C, Guillén K, Morán-Aceves BM, Toledo J, Liedo P, Asimakis ED, Dougoumis V, Kyritsis GA, Papadopoulos NT, Augustinos AA, Segura DE, Tsiamis G, 2020. *Wolbachia pipientis* associated with tephritid fruit fly pests: From basic research to applications. *Frontiers in Microbiology*, 11: 1080.
- McDonald JE, Marchesi JR, Koskella B, 2020. Application of ecological and evolutionary theory to microbiome community dynamics across systems. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1941): 20202886.
- Moran NA, McCutcheon JP, Nakabachi A, 2008. Genomics and evolution of heritable bacterial symbionts. *Annual Review of Genetics*, 42: 165–190.
- Moran NA, Ochman H, Hammer TJ, 2019. Evolutionary and ecological consequences of gut microbial communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 50: 451–475.
- Moran NA, Sloan DB, 2015. The hologenome concept: Helpful or hollow? *PLoS Biology*, 13(12): e1002311.
- Nikolouli K, Colinet H, Renault D, Enriquez T, Mouton L, Gibert P, Sassu F, Cáceres C, Stauffer C, Pereira R, Bourtzis K, 2018. Sterile insect technique and *Wolbachia* symbiosis as potential tools for the control of the invasive species *Drosophila suzukii*. *Journal of Pest Science*, 91(2): 489–503.
- Pan LT, Xu YQ, Du SJ, Wang L, Zoya Y, DAWA, Liu WX, 2019. First record of *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae) and a survey of its parasitoids in Tibet, China. *Acta Entomologica Sinica*, 62(9): 1072–1080. [潘立婷, 许永强, 杜素洁, 王伟, Zoya Y, 达娃, 刘万学, 2019. 入侵害虫南美斑潜蝇在西藏首次发现及其寄生蜂调查. 昆虫学报, 62(9): 1072–1080.]
- Parrella MP, 1987. Biology of *Liriomyza*. *Annual Review of Entomology*, 32: 201–224.
- Raza MF, Wang Y, Cai Z, Bai S, Yao Z, Awan UA, Zhang ZY, Zheng WW, Zhang HY, 2020. Gut microbiota promotes host resistance to low-temperature stress by stimulating its arginine and proline metabolism pathway in adult *Bactrocera dorsalis*. *PLoS Pathogens*, 16(4): e1008441.
- Ren FR, Sun X, Wang TY, Yao YL, Huang YZ, Zhang X, Luan JB, 2020. Biotin provisioning by horizontally transferred genes from bacteria confers animal fitness benefits. *The ISME Journal*, 14(10): 2542–2553.
- Robinson CJ, Bohannan BJM, Young VB, 2010. From structure to

- function: The ecology of host-associated microbial communities. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 74(3): 453–476.
- Santos-Garcia D, Mestre-Rincon N, Zchori-Fein E, Morin S, 2020. Inside out: Microbiota dynamics during host-plant adaptation of whiteflies. *The ISME Journal*, 14(3): 847–856.
- Tagami Y, Doi M, Sugiyama K, Tatara A, Saito T, 2006. *Wolbachia*-induced cytoplasmic incompatibility in *Liriomyza trifolii* and its possible use as a tool in insect pest control. *Biological Control*, 38(2): 205–209.
- Wan FH, Yang NW, 2016. Invasion and management of agricultural alien insects in China. *Annual Review of Entomology*, 61: 77–98.
- Wang FH, Hou YM, Jiang MX, 2015. Invasion Biology. Beijing: Science Press. 250–254. [万方浩, 侯有明, 蒋明星, 2015. 入侵生物学. 北京: 科学出版社. 250–254.]
- Wang WX, Zhu TH, Lai FX, 2021. Research advances in symbiotic microorganisms in insects and their functions. *Acta Entomologica Sinica*, 64(1): 121–140. [王渭霞, 朱廷恒, 赖凤香, 2021. 昆虫共生微生物及其功能研究进展. 昆虫学报, 64(1): 121–140.]
- Wang YC, Jin YT, Chang YW, Qian B, Gong WR, Du YZ, 2020. Techniques for controlling *Liriomyza trifolii*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(5): 1190–1197. [王禹程, 金玉婷, 常亚文, 钱彪, 龚伟荣, 杜予州, 2020. 三叶斑潜蝇的防治技术研究. 应用昆虫学报, 57(5): 1190–1197.]
- Werren JH, Baldo L, Clark ME, 2008. *Wolbachia*: Master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology*, 6(10): 741–751.
- Wu J, Lang H, Mu X, Zhang Z, Su Q, Hu X, Zheng H, 2021. Honey bee genetics shape the strain-level structure of gut microbiota in social transmission. *Microbiome*, 9: 225.
- Xu XF, Ridland PM, Umina PA, Gill A, Ross PA, Pirtle E, Hoffmann AA, 2021. High incidence of related *Wolbachia* across unrelated leaf-mining Diptera. *Insects*, 12(9): 788.
- Zabalou S, Riegler M, Theodorakopoulou M, Stauffer C, Savakis C, Bourtzis K, 2004. *Wolbachia*-induced cytoplasmic incompatibility as a means for insect pest population control. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(42): 15042–15045.
- Zhang JY, Zhang XX, Song Y, Chang YW, Du YZ, 2021. Physiological and biochemical effects of rapid cold hardening in *Liriomyza huidobrensis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 58(6): 1376–1384. [张君怡, 张小香, 宋英, 常亚文, 杜予州, 2021. 南美斑潜蝇的快速冷耐受及其生理生化效应. 应用昆虫学报, 58(6): 1376–1384.]
- Zhang QK, Xing ZL, Wu SY, Xu RR, Lei ZR, 2021. Response of *Liriomyza trifolii* to cold acclimation and differences of cold tolerance among different populations. *Scientia Agricultura Sinica*, 54(13): 2781–2788. [张起恺, 邢振龙, 吴圣勇, 徐瑞瑞, 雷仲仁, 2021. 三叶斑潜蝇对冷驯化的响应及不同种群耐寒性差异. 中国农业科学, 54(13): 2781–2788.]
- Zhang X, Li TP, Zhou CY, Zhao DS, Zhu YX, Bing XL, Huang HJ, Hong XY, 2020. Antibiotic exposure perturbs the bacterial community in the small brown planthopper *Laodelphax striatellus*. *Insect Science*, 27(5): 895–907.
- Zhang YH, Cai TW, Ren ZJ, Liu Y, Yuan MJ, Cai YF, Yu C, Shu RH, He S, Li JH, Wong ACN, Wan H, 2021. Decline in symbiont-dependent host detoxification metabolism contributes to increased insecticide susceptibility of insects under high temperature. *The ISME Journal*, 15(12): 3693–3703.
- Zhang YJ, Wu QJ, Wang SL, Chu D, Xie W, 2013. Current status and prospects of the important insect pests on the vegetable crops in China. *Plant Protection*, 39(5): 38–45. [张友军, 吴青君, 王少丽, 褚栋, 谢文, 2013. 我国蔬菜重要害虫研究现状与展望. 植物保护, 39(5): 38–45.]
- Zhang ZJ, Mu XH, Cao QN, Shi Y, Hu XS, Zheng H, 2022. Honeybee gut *Lactobacillus* modulates host learning and memory behaviors via regulating tryptophan metabolism. *Nature Communications*, 13: 2037.
- Zheng H, Perreau J, Powell JE, Han B, Zhang Z, Kwong WK, Tringe SG, Moran NA, 2019a. Division of labor in honey bee gut microbiota for plant polysaccharide digestion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(51): 25909–25916.
- Zheng XY, Zhang DJ, Li YJ, Yang C, Wu Y, Liang X, Liang YK, Pan XL, Hu LC, Sun Q, Wang XH, Wei YY, Zhu J, Qian W, Yan ZQ, Parker AG, Gilles JRL, Bourtzis K, Bouyer J, Tang MX, Zheng B, Yu JS, Liu JL, Zhuang JJ, Hu ZG, Zhang MC, Gong JT, Hong XY, Zhang ZB, Lin LF, Liu QY, Hu ZY, Wu ZD, Baton LA, Hoffmann AA, Xi ZY, 2019b. Incompatible and sterile insect techniques combined eliminate mosquitoes. *Nature*, 572(7767): 56–61.
- Zhou J, Ning D, 2017. Stochastic community assembly: Does it matter in microbial ecology? *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 81(4): e00002–17.
- Zhu YX, Chang YW, Wen T, Yang R, Wang YC, Wang XY, Lu MX, Du YZ, 2022a. Species identity dominates over environment in driving bacterial community assembly in wild invasive leaf miners. *Microbiology Spectrum*, 10(2): e0026622.
- Zhu YX, Huo QB, Tao W, Wang XY, Zhao MY, Du YZ, 2022b. Mechanisms of fungal community assembly in wild stoneflies moderated by host characteristics and local environment. *npj Biofilms and Microbiomes*, 8: 31.
- Zhu YX, Song YL, Zhang YK, Hoffmann AA, Zhou JC, Sun JT, Hong XY, 2018. Incidence of facultative bacterial endosymbionts in spider mites associated with local environments and host plants. *Applied and Environmental Microbiology*, 84(6): e02546–17.
- Zhu YX, Song ZR, Song YL, Hong XY, 2020. Double infection of *Wolbachia* and *Spiroplasma* alters induced plant defense and spider mite fecundity. *Pest Management Science*, 76(9): 3273–3281.
- Zhu YX, Song ZR, Zhang YY, Hoffmann AA, Hong XY, 2021. Spider mites singly infected with either *Wolbachia* or *Spiroplasma* have reduced thermal tolerance. *Frontiers in Microbiology*, 12: 706321.